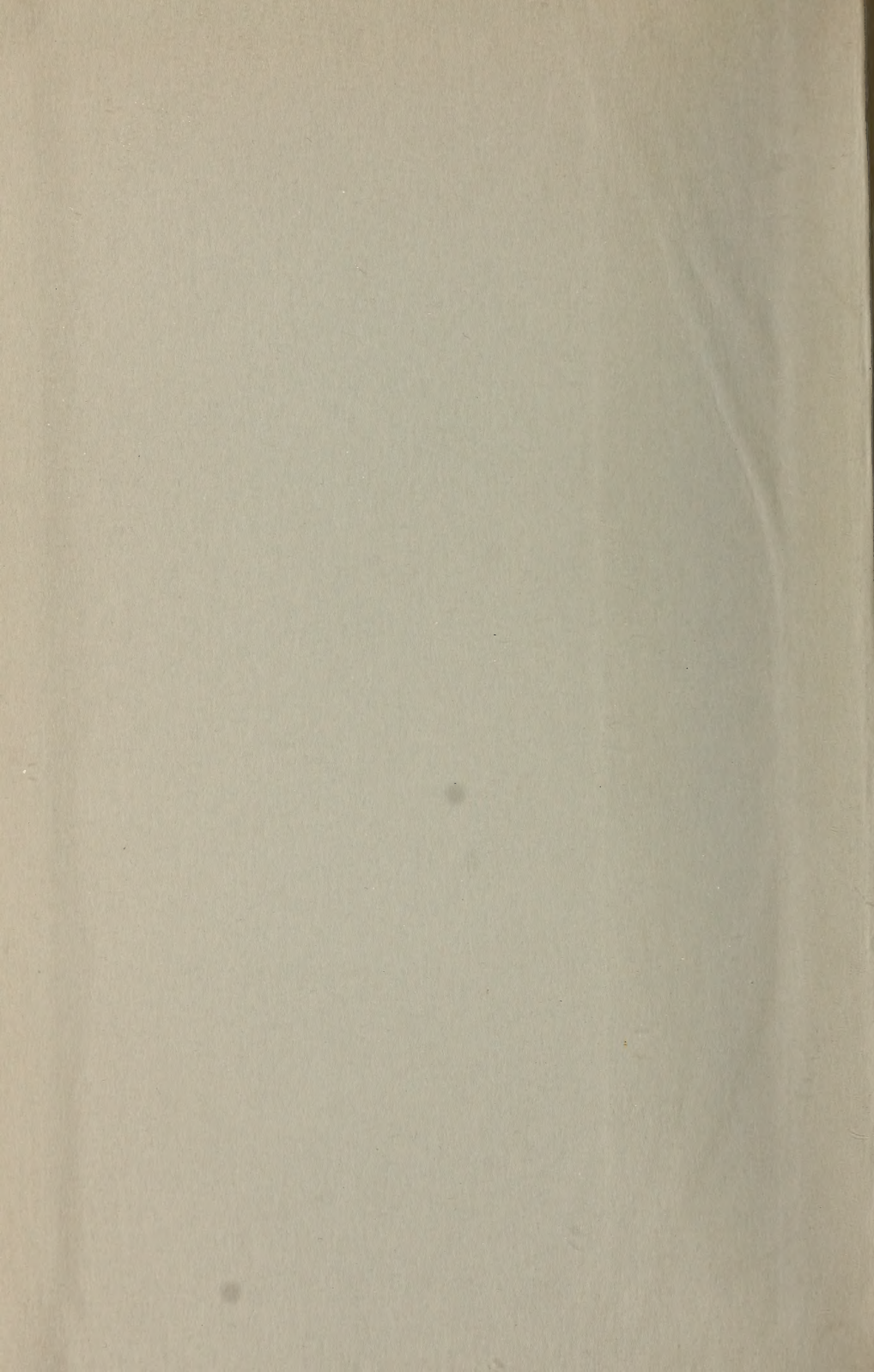
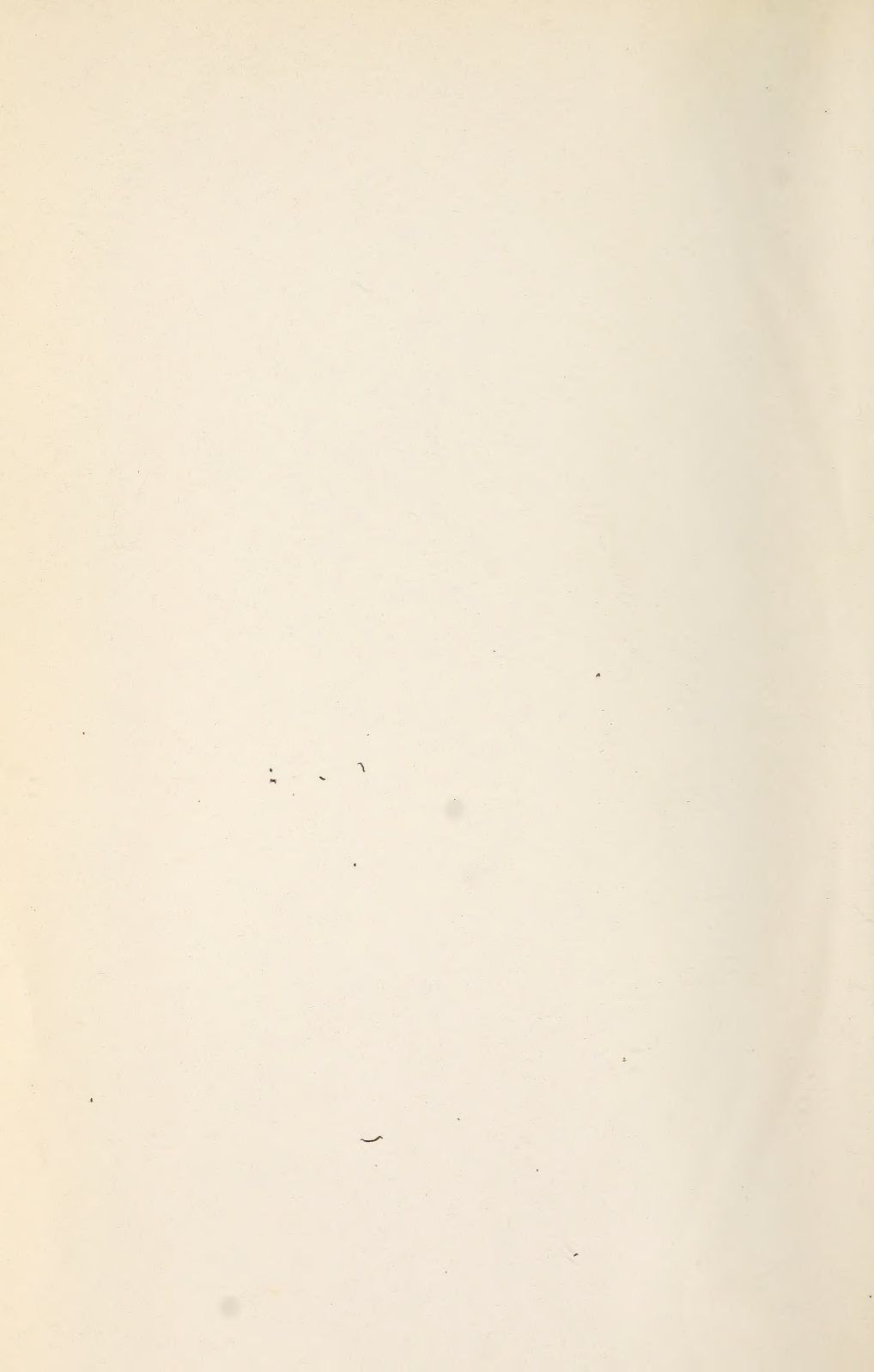




SHOUT
SHARE IT





540.543

47

4

772
n.m.

Zeitschrift

für

18

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker

und

Ernst Ehlers

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Vierundsiebzigster Band

Mit 36 Tafeln und 47 Figuren im Text

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1903.

188119

Inhalt des vierundsiebzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 14. April 1903.

Seite

Beiträge zur Morphologie und Histologie einiger Hautorgane der Cerviden. Von Emil Hugo Zietzschmann. (Mit Taf. I—III.)	1
Le glandole odorifere dell' Iulus communis. Pel Dott. Giovanni Rossi. (Con tavola IV.)	64
Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Cölenteraten. Von Walter M. Aders. (Mit Taf. V, VI und 8 Fig. im Text.)	81
Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Dolomedes fimbriatus Clerck, mit besonderer Berücksichtigung der Bildung des Gehirns und der Augen. Von Paul Pappenheim. (Mit Taf. VII u. VIII.) . .	109

Zweites Heft.

Ausgegeben den 26. Mai 1903.

Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Theil. Von August Schuberg. (Mit Tafel IX—XV.)	155
--	-----

Drittes Heft.

Ausgegeben den 9. Juni 1903.

Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Ein Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung und Ausbildung der Keimdrüsen bei den Insekten. Von Karl Grünberg. (Mit Taf. XVI—XVIII.)	327
Zur Biologie und Anatomie von Alcippe lampas Hanecek. Von Wilhelm Berndt. (Mit Taf. XIX—XXII.)	396

	Seite
Die Cercarie und Sporocyste des <i>Distomum duplicatum</i> Baer. Von Hans Reuss. (Mit Taf. XXIII u. einer Figur im Text.)	458
Über die Struktur der Kalkschalen mariner Rhizopoden. Von S. Awerinzew. (Mit Taf. XXIV.)	478
Fossile Hirnformen. I. <i>Anchilophus Desmaresti</i> . Von Richard Weinberg. (Mit Taf. XXV.)	491

Viertes Heft.

Ausgegeben den 28. Juli 1903.

Über Furchung und Gastrulation bei <i>Cucullanus elegans</i> Zed. Von E. Martini. (Mit Taf. XXVI—XXVIII und 8 Fig. im Text.)	501
Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren. Von Enoch Zander. (Mit Taf. XXIX u. 15 Fig. im Text.)	557
Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken. II. Die Entwicklung der Radula bei den Gastropoden. Von H. Schnabel. (Mit Taf. XXX—XXXII.)	616
Untersuchungen über den feineren Bau der Borsten einiger Chätopoden und Brachiopoden. Von Alexander Schepotieff. (Mit Tafel XXXIII—XXXVI und 15 Figuren im Text)	656

Beiträge zur Morphologie und Histologie einiger Hautorgane der Cerviden.

Von

Emil Hugo Zietzschmann

(Dresden).

Mit Tafel I—III.

Über die verschiedenen Hautregionen der Säugethiere, die in ihrem anatomischen Verhalten Abweichungen vom Bau der gewöhnlichen Decke zeigen, existiren bis jetzt schon zahlreiche Untersuchungen. Insbesondere finden wir in der Litteratur Beschreibungen von Hautabschnitten, die durch Volumenzunahme und durch stärkere Funktion der in der Haut liegenden Drüsen auffallende Veränderungen erfahren haben. Meist wird, wie uns die Untersuchungen gezeigt haben, die Umfangsvermehrung und die stärkere Absonderung von Sekreten durch eine Häufung von Drüsen bedingt. Während nun derartige Drüsenhäufungen in der Haut des Menschen und der Haus-säugethiere genau und eingehend beschrieben worden sind, haben diejenigen anderer Säuger namentlich in Bezug auf ihre Histologie im Allgemeinen weniger Berücksichtigung gefunden.

Auch bei den Cerviden sind diesbezügliche Beschreibungen bis jetzt lückenhaft, und ich habe deshalb auf Anregung des Herrn Geheimen Hofrath Prof. Dr. NITSCHKE, Vorstand des Zoologischen Instituts der Forstakademie in Tharandt, einige in der Haut der Hirsche vorkommende eigenthümliche Bildungen makroskopisch und mikroskopisch näher untersucht. Dieselben sind zwar zum Theil als Drüsenhäufungen erkannt worden, sie sind jedoch in mancher Hinsicht noch unvollständig beschrieben und zum anderen Theil hat man sie überhaupt noch nicht, wenigstens nicht mikroskopisch untersucht.

Ich habe folgende vier Gebilde in bez. unter der Haut der Cerviden bearbeitet:

- 1) die Haarbüschel an den Hinterextremitäten verschiedener Hirsche,
- 2) die Brunftfalten verschiedener Hirsche,
- 3) die Kopffalten des *Cervulus muntjac* und
- 4) das Drüsenlager am Wedel verschiedener Hirsche.

Vergleichsweise habe ich ferner im Anschluss an die Untersuchung der Brunftfalte zwei dieser ähnliche Bildungen, die Brunftfeige der Gemse und eine Hautverdickung am Kopf der Ziege ebenfalls einer Untersuchung unterzogen. In allen Fällen, besonders bei der mikroskopischen Untersuchung, habe ich die in der Nachbarschaft der Gebilde liegenden Hautabschnitte berücksichtigt und zum Vergleiche herangezogen.

Wie ich oben erwähnte, finden wir über die fraglichen Hautpartien bereits verschiedene Angaben in der Litteratur. Ich werde dieselben jedoch erst in der Arbeit selbst vor der Besprechung jedes einzelnen Gebildes anführen.

Naturgemäß habe ich nicht bei allen Hirscharten meine Untersuchungen anstellen können, da die Erlangung geeigneten Materials mit zu großen Schwierigkeiten verknüpft ist. Dass ich außer den hier vorkommenden eine Reihe ausländischer Hirsche untersuchen konnte, verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Geheimen Hofrath NITSCHÉ, der mir aus den Vorräthen der Sammlung der Forstakademie Tharandt das Material schickte, das von ihm seit Jahren mit Rücksicht auf eine spätere Bearbeitung gesammelt worden war. Ich benutze gern die Gelegenheit, genanntem Herrn hierfür, sowie für die jeder Zeit bereitwilligst gewährte Unterstützung meinen ergebensten Dank auszusprechen. Außerdem gebührt mein aufrichtigster Dank Herrn Obermedicinalrath Prof. Dr. JOHNE, meinem hochverehrten Chef und Lehrer, in dessen Institut ich die Arbeit angefertigt habe, für seine liebenswürdige Unterstützung und sein jeder Zeit der Arbeit gewidmetes Interesse.

Technisches.

Die Herstellung brauchbarer mikroskopischer Präparate war mit gewissen Schwierigkeiten verknüpft, da ich zu den Untersuchungen Material benutzen musste, das meistentheils schon längere Zeit gelegen hatte oder in Alkohol aufbewahrt worden war. Dadurch war natürlich die Fixirung unvollständig und das Material zum Theil sehr hart und spröde geworden. — Ich habe desshalb auch in einigen

Fällen nicht auf mikroskopische Feinheiten eingehen, sondern nur die gröberen Verhältnisse beschreiben können.

Zur Fixirung und Härtung wandte ich folgende Methode an: Ich legte kleine Hautpartien 8—10 Tage in MÜLLER'sche Flüssigkeit ein, die in den Brütöfen (37° C.) gestellt und jeden zweiten Tag gewechselt wurde. Nach gründlichem Auswaschen in Wasser wurden die Objekte 5 Tage lang in Alkohol von täglich steigender Konzentration nachgehärtet, einen Tag in ein Gemisch von Äther und absoluten Alkohol zu gleichen Theilen gebracht und schließlich in Celloidin eingebettet. Die Schnitte, die in der Mehrzahl ca. 12—15 μ dick sind, färbte ich zumeist in der bekannten Weise mit Hämatoxylin (FRIEDLÄNDER) und Eosin.

Bei einigen Präparaten nahm ich Reaktionen auf Schleim und Fett nach folgenden Methoden vor. Zur Schleimfärbung wurden die Schnitte in DELAFIELD'schem Hämatoxylin vorgefärbt, gründlich in Wasser ausgewaschen und mit Eosin nachgefärbt. Zur Fettimprägnation benutzte ich die Osmiumsäure nach der von MARCHI angegebenen Methode. Die Hautstücke wurden zu diesem Zwecke nach der gewöhnlichen Fixirung in MÜLLER'scher Flüssigkeit 6—8 Tage in ein Gemisch von MÜLLER'scher Flüssigkeit (zwei Theile) und 1% Osmiumsäure (ein Theil) gebracht, in fließendem Wasser gründlich ausgewaschen und dann in genau derselben Weise weiter behandelt, wie ich oben angegeben habe (20, p. 71).

Ferner brauchte ich noch eine Methode zum besseren Nachweis der elastischen Fasern und der Muskulatur in der Haut (3, p. 101). Zunächst wurden (nach WEIGERT) die elastischen Fasern dargestellt durch einstündiges Einbringen der Schnitte in eine Fuchsinresorcinlösung. Nach Entfärbung in Alkohol und Wasser wurde in Hämatoxylin überfärbt (Kernfärbung), wieder in Wasser ausgewaschen und darauf die Muskulatur durch Einlegen der Schnitte in eine Mischung von gesättigten wässerigen Lösungen von Pikrinsäure und Säurefuchsin (nach VAN GIESON) gefärbt (3, p. 66). Die Schnitte blieben nur 2—3 Minuten in der Säurefuchsin-Pikrinsäurelösung und wurden dann ganz kurze Zeit in destillirtem Wasser, 30%igem Alkohol und 96%igem Alkohol ausgewaschen und schließlich aufgelegt.

Zur Kernfärbung in den Schnitten des Hirschwedels benutzte ich außer dem FRIEDLÄNDER'schen Hämatoxylin noch Bismarckbraun, Fuchsin, Gentianaviolett, Karmin und Hämatoxylin-Eisenalaun nach HEIDENHAIN.

Untersuchungsbefunde.

1. Die Haarbüschel an den Hinterextremitäten der Hirsche.

Von den »drüsigen Bildungen« in den verschiedenen Hautregionen der Cerviden besitzen wohl die größte Wichtigkeit einmal die an der Außenseite des Metatarsus gelegenen Metatarsal- (Lauf-) und zum anderen die an der Innenseite des Tarsus sich findenden Tarsaldrüsen (Fersendrüsen), deren Sitz sich ohne Weiteres durch deutlich ausgeprägte Haarwirbel präsentirt. Schon seit geraumer Zeit hat man nämlich versucht, nach der Verschiedenheit dieser Bildungen neben anderen unterscheidenden Merkmalen ein natürliches System der Eintheilung der Gattung *Cervus* zu schaffen. So weit ich aus der mir zugängigen Litteratur ersehen konnte, ist GRAY der Erste gewesen, der hierauf seine Aufmerksamkeit lenkte. Er berichtete im Jahre 1836 vor der Zoologischen Gesellschaft in London: »Über die Haarbüschel an den Hinterbeinen des Hirsches, ein Charakteristikum für diese Gattung und ein Mittel, dieselbe in natürliche Unterabtheilungen einzutheilen. (On the tufts of hair observable on the posterior legs of animals of the genus *Cervus*, as a characteristic of that group and a means of subdividing it into natural sections 6, p. 247.) Die Bedeutung dieser Haarbüschel (Haarbürsten oder Drüsen, wie sie auch genannt werden) liegt nach FITZINGER aber nicht nur allein darin, dass sie zu einer richtigen Bestimmung der Gattungen in der Familie der Hirsche von höchster Wichtigkeit sind, sondern besonders auch darin, dass sie als das sicherste Kennzeichen betrachtet werden können, die geweihlosen Weibchen und Jungen der Hirsche von den ungehörnten Antilopen fast in allen Fällen mit vollster Sicherheit unterscheiden zu können (9, p. 4).

GRAY stellte folgende vier Hauptgruppen auf: 1) Hirsche, die nur Metatarsaldrüsen besitzen. Dieselben liegen im oberen Drittel des Metatarsus. 2) Hirsche mit Metatarsal- und Tarsaldrüsen, die Metatarsaldrüsen im unteren Drittel des Metatarsus gelegen. 3) Hirsche mit Tarsaldrüsen, aber ohne Metatarsaldrüsen. 4) Hirsche mit Tarsaldrüsen und vielleicht auch im oberen Drittel des Metatarsus gelegenen Metatarsaldrüsen. Das Vorkommen der letzteren hielt er für nicht sicher erwiesen (6, p. 248).

Wir ersehen aus dieser Eintheilung, dass die fraglichen Gebilde ziemlich erhebliche Verschiedenheiten namentlich in Bezug auf Vorkommen und Sitz aufweisen. Im Allgemeinen gesagt, finden wir

nach PAGENSTECHER (18, p. 910) die Tarsaldrüsen niemals bei Thieren der alten Welt, sondern nur bei denen der neuen, und zwar bei den telemetacarpen Vertretern also zum Beispiel nicht bei *Cervus canadensis*, der plesiometacarp ist (5, p. 88). Die Metatarsaldrüsen finden sich bei fast allen plesiometacarpen Thieren der alten Welt und auch bei dem plesiometacarpen Vertreter der neuen Welt (*Cervus canadensis*) im oberen Drittel des Laufs (s. auch 8, p. 38). Bei den telemetacarpen Thieren der alten Welt sehen wir die Bürsten ebenfalls im oberen Drittel, bei den Telemetacarpen der neuen Welt hingegen finden sie sich, wenn sie überhaupt vorhanden sind (*Cariacus mexicanus*) stets im unteren Drittel des Laufs vor.

Bezüglich der Bürsten der beiden in den nördlichen Regionen der alten und neuen Welt vorkommenden telemetacarpen Hirsche — *Alces* und *Rangifer* — herrschen noch Meinungsverschiedenheiten. Ich komme später auf die speciellen Verhältnisse zurück, nur möchte ich bereits hier hervorheben, dass die PAGENSTECHER'sche Behauptung, dass Tarsalbürsten bei Thieren der alten Welt überhaupt nicht vorhanden seien, unzutreffend ist, denn wir finden beim Elch und Ren die Haarbüschel am Tarsus deutlich ausgeprägt.

Es bestehen nun nicht nur Unterschiede im Vorkommen und Sitz dieser Haarbürsten, sondern es lassen sich bei den einzelnen Untergattungen leicht noch mehr oder weniger in die Augen fallende Verschiedenheiten konstatiren. Die einzige genaue Darstellung dieser Verhältnisse fand ich in einer amerikanischen Abhandlung von J. D. CATON (6, p. 247 etc.), in welcher allerdings in der Hauptsache nur die amerikanischen Hirsche Berücksichtigung finden. Bei den Hirschen der alten Welt fehlen bis jetzt nähere Angaben über die Haarbürsten, nur die Laufbürste des Rehes ist zuerst von SOLGER (21, p. 174) und nach ihm von PAGENSTECHER (18, p. 910) untersucht worden. Beide Autoren bringen auch eine mikroskopische Beschreibung des fraglichen Gebildes, auf die ich später zurückkomme. Außerdem ist von TEMPEL (23, p. 14) die Tarsalbürste des Renthieres mikroskopisch untersucht worden. Andere histologische Bearbeitungen der Tarsal- oder Metatarsaldrüsen existiren meines Wissens nicht, besonders ist auch die CATON'sche Beschreibung der mikroskopischen Verhältnisse der von ihm untersuchten Haarbürsten unvollständig, denn er erwähnt nur, dass er unter jedem Haarbüschel »Hautdrüsen« gefunden habe.

Ich will nun versuchen, im Folgenden eine zusammenhängende Darstellung der makroskopischen und vor Allem auch der mikro-

skopischen Verhältnisse dieser Haarbürsten bei einigen, mir zur Verfügung stehenden Cerviden zu geben. Der besseren Übersicht halber muss ich hierbei nochmals auf die oben erwähnte Eintheilung der Hirsche zurückgreifen, da ich derselben im Allgemeinen folgen möchte. Allerdings werde ich nicht ganz die von GRAY gegebene benutzen, sondern werde die von CATON (6, p. 249) vereinfachte der Arbeit zu Grunde legen. CATON unterscheidet nämlich nicht vier, sondern nur drei Abtheilungen, indem er den verschiedenen Sitz der Metatarsalbürste unberücksichtigt lässt und einfach nur nach dem Vorkommen beider Bürsten eintheilt. Er unterscheidet 1) Hirsche mit fehlender Tarsal- aber vorhandener Metatarsalbürste, 2) Hirsche, bei denen sowohl Tarsal-, als auch Metatarsalbürsten vorhanden sind und 3) Hirsche, die zwar eine Tarsal-, aber keine Metatarsalbürste besitzen.

I. Hirsche mit fehlender Tarsal- aber vorhandener Metatarsalbürste.

Von den Vertretern dieser Gruppe, die ich wie auch alle übrigen nach der von VICTOR BROOKE angegebenen Nomenklatur (5, p. 887) benennen werde, untersuchte ich vor Allem unsere heimischen Hirsche: 1) *Cervus elaphus*, 2) *Capreolus caprea* und 3) *Cervus dama*, ferner standen mir noch zur Verfügung zwei in der Hauptsache in Vorderindien vorkommende Hirsche: 1) *Cervus axis* und 2) *Cervus porcinus* und der einzige plesiometacarpe Hirsch der neuen Welt *Cervus canadensis*.

1. *Cervus elaphus*.

Makroskopisch.

Die Metatarsalbürste des Hirsches kennzeichnet sich schon von Weitem durch eine hellere Färbung und besonders durch stärkeres Hervortreten der gesträubten Haare. Sie liegt an der äußeren Seite des Metatarsus im oberen und hinteren Theile desselben und reicht bis zum hinteren Schenkelkontour. Ihr proximales Ende ist im vorliegenden Falle (ausgewachsenes männliches Thier) 3 cm von der oberen Gelenkfläche des Metatarsus entfernt, das distale 9 cm, so dass also die Länge der Bürste 6 cm beträgt. Die Form derselben ist etwa die eines Eies; der größte Breitendurchmesser beträgt 3 cm.

Die einzelnen Haare sind in der Hauptsache von allen Seiten nach einem Centrum zu gerichtet, das seine Lage etwa 4,5 cm von der oberen Gelenkfläche des Metatarsus und ca. 1,5 cm von der

hinteren Haargrenze des Schenkels entfernt an der Außenseite des Metatarsus besitzt. An diesem Punkte stehen die Haare beinahe im rechten Winkel zu der Haut, sie sind nur geringgradig nach hinten gerichtet. Die nach vorn gelegenen Bürstenhaare gehen in allmählich kleiner werdendem Winkel von der Haut ab, bis sie glatt anliegen, so dass die Begrenzung der Bürste am vorderen Ende etwas undeutlich erscheint. An der hinteren Begrenzung des Schenkels, die sich deutlicher abhebt, setzt sich vom unteren Ende der Bürste aus ein heller gefärbter Haarstreif, in dem die Haare der inneren und äußeren Schenkelfläche zusammenstoßen, nach unten zu fort. Die Bürstenhaare sind im Vergleich zu denen der Umgebung bedeutend dicker und größer, stehen aber nicht so dicht neben einander. Ihre Länge beträgt im vorliegenden Falle über 2 cm, hingegen die der umgebenden Haare nur ca. 8 mm.

Während wir nun in der Umgebung die gewöhnliche, ziemlich dunkelgraubraune Färbung des Hirschlaufes bemerken, finden wir die Haare der Bürste hellgelbbraun gefärbt. Viele derselben zeigen sogar in ihren unteren Abschnitten bis ca. zur Hälfte eine grauweiße Farbe, aber auch vereinzelte vollständig weiße Haare finden sich bisweilen in dem Haarbüschel. Ferner liegen sie nicht wie die übrigen Haare dem Schenkel glatt an, sondern stehen in mehr oder weniger großem, im Centrum der Bürste, wie wir sahen, beinahe 90° erreichenden Winkel von der darunter liegenden Haut ab.

Nach dem Abscheren der Haare erscheint die Oberfläche mit einem zähen, grauweißen, klebrigen Sekret bedeckt, außerdem aber tritt ungefähr in jener oben als Centrum bezeichneten Stelle der Bürste ein länglicher, schwarzbraun gefärbter Fleck deutlich hervor, der haarlos ist und schräg von vorn und oben nach hinten und unten verläuft. Diese haarlose Stelle ist 7 mm lang und 2 mm breit. Sie scheint jedoch nicht konstant zu sein, denn es ist mir bei einer ganzen Reihe anderer Bürsten nicht gelungen, dieselbe nachzuweisen.

Löst man nun die Haut dieser Gegend von ihrer Unterlage los, so kann man deutlich um den nackten Fleck herum eine Verdickung derjenigen Hautpartien durchfühlen, die von der oben beschriebenen Haarbürste verdeckt sind. Allerdings ist die Ausdehnung der verdickten Stelle nicht so groß, wie die der Bürste; ihre Länge beträgt nur ungefähr 4 cm und ihre Breite etwa 3 cm. Es lassen sich hier die Größenverhältnisse nicht genau angeben, da die verdickten Partien ganz allmählich zur Stärke der normalen Haut übergehen, mit Aus-

nahme der hinteren Begrenzung, die deutlich und scharf abgesetzt ist. Sie schneidet genau mit dem Übergang der äußeren zur hinteren Fläche des Metatarsus ab. Vergleichen wir nun die Größenverhältnisse der Querschnitte der Haut, so finden wir, dass die Dicke der normalen Decke nur ca. 1 mm beträgt, während sie im Centrum der verdickten Partie etwa 4 mm ausmacht. Außerdem treten schon makroskopisch auf dem Querschnitt dieser Hautverdickung besonders in deren tiefer gelegenen Abschnitten kleine, gelblich gefärbte Körnchen als Ausdruck von Drüsenanhäufungen auf. Die Schnittfläche ist saftig und glänzend. Der Querschnitt durch die haarlose Stelle weicht von der Beschaffenheit der eben beschriebenen Hautstellen ab, indem auf ihm die gelben Körnchen vollständig fehlen; derselbe besteht im Gegentheil nur aus einer oberflächlich gelegenen trockenen Schicht, die eben so wie auf der Oberfläche schwarzbraun aussieht, und einer darunter gelegenen bläulichgrauen, anscheinend bindegewebigen Schicht.

Ich möchte noch bezüglich der haarlosen Stelle hinzufügen, dass man im ersten Moment versucht sein könnte, das eigenthümliche, warzenartige Gebilde mit der an den Gliedmaßen des Pferdes vorkommenden, länglichen, flachen Hornvorragung, der sogenannten Kastanie zu vergleichen. Dieselbe stellt jedoch nach FRANK (10, p. 379) den rudimentären Hornschuh der ersten Zehe dar und liegt daher an der medialen Seite des Schenkels. Sollte nun aber der haarlose Fleck in der Laufbürste des Hirsches phylogenetisch mit der Kastanie des Pferdes übereinstimmen, so müssten wir, da ja bekanntlich bei den Wiederkäuern nur die erste Zehe vollständig fehlt, das Gebilde ebenfalls an der medialen Seite antreffen. Der Vergleich ist also demnach hinfällig.

Mikroskopisch.

Wir beginnen die Betrachtung mit der oberen Schicht der Haut, der Epidermis. An ihr bemerken wir, wenn wir sie mit der der umgebenden Haut vergleichen, eine bei den verschiedenen Individuen mehr oder weniger erhebliche Verdickung sowohl der Hornschicht, als auch der darunter liegenden MALPIGHI'schen oder Keimschicht. Letztere besteht aus mehreren Schichten ziemlich dicht gelagerter, pigmentfreier Zellen mit großen, bläschenförmigen Kernen, die die Haarbälge in die Tiefe der Haut begleiten. Die Hornschicht weicht in ihrem Aussehen nur in so fern ab, als sie mehr jener verhornten, kernlosen, abgestorbenen Zelllagen besitzt, als die Haut der Umgebung.

— Stärker verdickt erscheint nun das Corium, und zwar wird diese Verdickung, wie man auf den ersten Blick sieht, durch eine bedeutende Zunahme der drüsigen Elemente bedingt. Der Papillarkörper ist gut entwickelt und zeigt meist einfache und zugespitzte Papillen. Das Bindegewebe der Lederhaut weist besonders in den oberen Schichten ziemlich viel elastische Fasern auf und umgibt zusammen mit Zügen glatter Muskulatur die Drüsen und Haarbälge. Die glatte Muskulatur findet sich ebenfalls vor Allem in den höheren Schichten des Corium in der Umgebung der Haarbälge und der in diese einmündenden acinösen Haarbalgdrüsen; sie tritt im Bereiche der Haut der Haarbürste in Form starker, meist senkrecht zur Hautoberfläche verlaufender Züge auf, während sie in der übrigen Haut wenig entwickelt ist und sich nur in sehr schmalen Zügen nachweisen lässt. — Die Haarbälge sind tiefer in das Corium eingesenkt, ihre Wand ist breiter als bei denen der übrigen Haut, und auch das Lumen ist weiter, entsprechend der schon bei der makroskopischen Beschreibung erwähnten Verdickung der Haare.

Ganz bedeutende Veränderungen treffen wir nun bezüglich der Ausdehnung der drüsigen Bildungen an. Wir sehen in der gewöhnlichen Haut nur wenige acinöse (Haarbalgdrüsen) und auch nur eine geringe Anzahl tubulöser Drüsen. Hier hingegen stoßen wir auf eine starke Vermehrung beider Arten. In den meisten Fällen sind die tubulösen Drüsen besonders auffällig vermehrt, nur bisweilen, namentlich bei jüngeren Thieren fand ich die acinösen überwiegend. Im jugendlichen Alter ist die Häufung beider Drüsenarten meist noch nicht in dem Grade vorhanden als in den späteren Lebensjahren. Die Haarbalgdrüsen treten nicht nur allein zahlreicher auf, sondern sie sind auch größer und liegen dichter an einander als in der übrigen Haut. Sie sind ihrer Gestalt nach rein acinöse Drüsen, d. h. sie haben die deutlich ausgeprägte Form eines rundlichen Säckchens. Jede einzelne Drüse ist aus mehreren (3—6) Drüsenbläschen zusammengesetzt, während wir in der Haut die Einzeldrüse nur als einfaches Säckchen vorfinden. Zum größten Theile sind die Drüsenbläschen von Bindegewebe umgeben, doch reichen auch vielfach bis zu ihnen die starken Muskelzüge heran, so dass man diese direkt als Haarbalgdrüsenmuskeln auffassen kann. Sicherlich spielen sie bei der Entleerung des Sekretes eine Rolle, indem dasselbe durch die Kontraktionen der Muskulatur dem Ausführungsgange zugeführt wird. Wie in der umgebenden Haut liegen auch hier die acinösen Drüsen in der Intermediärschicht des Corium, doch reichen sie, indem sie meist

in mehreren Schichten über einander liegen, ziemlich tief nach unten. Die einzelnen Drüsenbläschen bestehen aus einer Anhäufung großer, epithelialer Zellen mit meist großen, bläschenförmigen Kernen; nur die der Wand unmittelbar anliegenden Zellen sind kleiner und niedriger und stimmen in ihrer Form mit den Zellen der äußeren Haarwurzelscheide, als deren Fortsetzung sie anzusehen sind, überein. Die eben erwähnte Wand der Drüse setzt sich zusammen aus einer stärkeren bindegewebigen Adventitia und einer sehr dünnen Membrana propria. Die nach der Mitte der Drüse zu liegenden Zellen unterliegen in so fern einer auffallenden Veränderung, als ihr Protoplasma allmählich zerfällt und sich in demselben kleine Fettkügelchen ansammeln. Diese dehnen die Zelle stark aus, komprimiren allmählich den Kern, so dass derselbe kleiner wird und bisweilen ein zackiges Aussehen erhält, schließlich aber ganz atrophirt und abstirbt. Wir bemerken dann nur noch zerfallene, grobmaschige Zellen, die mit dem Sekret (Hauttalg) angefüllt sind. Man sieht also ganz deutlich, dass zur Bildung des Sekretes eine Degeneration und ein Absterben der Zelle nothwendig ist. Die Drüsen selbst können wir nach dem eben Gesagten auch als Talgdrüsen bezeichnen. Mehrere Drüsenbläschen vereinigen sich schließlich zu einem verhältnismäßig engen und kurzen Gange, der in ganz verschiedener Höhe in einen Haarbalg einmündet. Die Wand des Ausführungsganges ist dieselbe wie die der Talgdrüse selbst; sie setzt sich also demgemäß zusammen aus einer äußeren dünnen Bindegewebslage und mehreren Schichten jener Zellen, die wir in der äußeren Wurzelscheide des Haares finden, und die direkt von dieser abstammen. Durch den oben geschilderten enormen Zerfall der Drüsenepithelien unterscheiden sich die Haarbalgdrüsen der Haut der Haarbürste ebenfalls ohne Weiteres von denen der übrigen Haut.

In den tieferen Schichten des Corium bis zur Subcutis reichend, finden wir nun ein mächtiges Lager tubulöser Drüsen, welches den oben erwähnten schon beim Durchschneiden der Haut makroskopisch deutlich sichtbaren gelblichen Körnchen entspricht. Dieses Drüsenlager besteht aus einer großen Anzahl ovaler oder runder Drüsendurchschnitte, die durch ziemlich breite Bindegewebszüge, welche nur wenige elastische Elemente aufweisen, in mehrere Drüsenkomplexe abgetheilt sind. Die letzteren besitzen in der benachbarten Haut nur etwa vier neben oder über einander gelegene Durchschnitte, und das dazwischen liegende Bindegewebe überwiegt dort vielmehr und tritt bedeutender in den Vordergrund. In den Drüsenkomplexen

der verdickten Hautpartie hingegen treffen wir besonders bei älteren Thieren mehr (wohl stets über zehn) einzelne Durchschnitte an. Wir können hieraus entnehmen, dass die tubulösen Drüsen der gewöhnlichen Haut nur wenig, die der Verdickung hingegen sehr stark aufgeknäult sind. Die einzelnen Drüsenknäuel sieht man auf mikroskopischen Schnitten schon mit bloßem Auge deutlich abgegrenzt; sie erreichen eine Länge von 1,5 mm und eine Breite von 1 mm. Ihre Form ist meist oval.

Der feinere Bau der tubulösen Drüsen ist folgender: Im gewundenen Theil des Tubulus finden wir am weitesten peripher gelegen eine bindegewebige Adventitia mit einer glashellen Membrana propria. Dieser sitzt innen eine Schicht meist cylindrischer Epithelien auf, allerdings nicht unmittelbar, denn wir finden zwischen beiden eine ziemlich gut entwickelte Schicht glatter Muskelfasern eingelagert, die stärker ist als in den tubulösen Drüsen der umgebenden Haut. Die Epithelien besitzen alle einen großen bläschenförmigen Kern, in dem sich verschiedentlich kleine Kernkörperchen vorfinden. Ihr Protoplasma erscheint meist gleichmäßig gefärbt und fein gekörnt. Das Lumen dieser Sekretionsschläuche ist fast stets mit krümligen Massen angefüllt, die wir übrigens auch in den tubulösen Drüsen der übrigen Haut nachweisen können und die keine Reaktion auf Fett oder Mucin geben, sondern sicherlich Reste des specifischen Sekrets (Schweiß) darstellen. In einigen Präparaten fand ich das Lumen erheblich erweitert und die Epithelien sehr stark abgeplattet der Wand anliegen. Ich nehme an, dass dies durch eine zufällige starke Anhäufung von Sekret zu Stande gekommen ist.

Die secernirenden Schläuche münden in einen engen Exkretionsgang ein, der nach der Oberfläche der Haut führt. In demselben finden wir zunächst ein einschichtiges kubisches Epithel, das nach der Mündung zu in mehrschichtiges Plattenepithel übergeht. Die Wand des Ausführungsganges stellt die Fortsetzung der Wand der Tubuli dar, nur fehlen ihr die den Schläuchen eigenthümlichen Muskelzellen vollständig. In ihren oberen Abschnitten sind die Exkretionskanäle meist von den oben erwähnten glatten Muskelzügen umscheidet. Sie münden wohl alle direkt an der Oberfläche der Haut nach außen.

Wir sehen aus der vorhergehenden Beschreibung, dass mit Ausnahme des stärkeren Auftretens von glatten Muskelzellen unter dem Epithelbelag die tubulösen Drüsen der Laufbürste in ihrem Bau denen der umgebenden Haut gleichen, und ich glaube daher, dass

wir die für die tubulösen Drüsen im Allgemeinen gebrauchte Bezeichnung »Schweißdrüse« auch für diejenigen der Bürste gebrauchen können.

Unter dem Corium liegt die an Nerven und Gefäßen ziemlich reiche Subcutis, die in ihrem Bau und ihren Größenverhältnissen sich nicht von der der umgebenden Haut unterscheidet.

Von Interesse ist nun der mikroskopische Befund der haarlosen Stelle, die bis jetzt nirgends genauer beschrieben worden ist. Ich will vorher nur erwähnen, dass CATON (6, p. 259) glaubte, dass der betreffende Theil der Haut »viel stärker funktionire, als die übrigen Partien und dass durch die starke Funktion die Haare zum Schwinden gebracht würden« (The portion covered with hairs is much less active than the naked portion, so that the encroachment of the hairs would seem to be gradually obliterating the gland, or the advancement of the gland, by degrees displacing the hairs). Das mikroskopische Bild zeigt uns nun aber ohne Weiteres deutlich, dass die CATON'sche Beschreibung irrig ist, denn wir finden, wie wir dies bereits nach dem makroskopischen Befunde annehmen müssen, das gerade Gegenheil. Wir sehen zunächst (vgl. Fig. 2), wie von der unmittelbaren Umgebung der haarlosen Stelle her die Epidermis in beiden Schichten sich allmählich verdickt, um schließlich in der betreffenden Stelle so stark zu werden, dass sie bereits makroskopisch auf dem Schnitt sichtbar wird und da ca. 1 mm misst. Die Hornschicht besteht hier aus einer großen Anzahl platter, verhornter Lagen, die in den tieferen Schichten noch deutlich ihren Ursprung aus abgeflachten Zellen erkennen lassen. Das Rete Malpighi ist ebenfalls erheblich verdickt und weist viele über einander liegende Zelllagen auf. Die einzelnen Zellen sind meist stark abgeflacht und haben fast alle ihre Kerne verloren, nur in den am tiefsten liegenden Zellen der Keimschicht finden wir noch Kerne, die zum Theil klein und platt, zum Theil aber auch größer und bläschenförmig sind. Unter dieser stark veränderten Epidermis finden wir nun eine dünne Schicht des Corium, das nach dem Centrum der fraglichen Hautpartie zu gleichzeitig mit der Größenzunahme der Epidermis allmählich abnimmt. Es fällt dadurch auf, dass es nach oben in die Epidermis hinein ziemlich hohe, schmale und unverzweigte Papillen abgiebt und dass es wenigstens in den centralen Abschnitten, die sonst für das Corium eigenthümlichen Gebilde, Drüsen, Haarbälge, Haare und Muskulatur vollständig entbehrt. Dieselben treten erst in den peripheren Theilen allmählich wieder auf. — Die untere Begrenzung wird von der

Subcutis gebildet, die sich nicht sichtlich von der der angrenzenden Hautabschnitte unterscheidet.

Nach der enormen Verstärkung der Oberhaut an dieser haarlosen Stelle könnte man dieselbe geradezu als »Epidermisplatte« bezeichnen.

2. *Capreolus capraea*.

Makroskopisch.

Auch beim Reh tritt ohne Weiteres an der Außenseite des oberen Endes des Metatarsus nur wenige Centimeter von der oberen Gelenkfläche dieses Knochens entfernt beginnend und den hinteren Kontour des Schenkels noch um ein Beträchtliches überragend, die Haarbürste hervor. Ihre Farbe habe ich im Gegensatz zu der rothgraubraunen Färbung des Schenkels stets von dunkler, grauschwärzlicher Schattirung gefunden, während SOLGER (21, p. 174) von dunkelbrauner Färbung spricht und PAGENSTECHER (18, p. 911) behauptet, dass auch weiße Bürsten vorkämen. Die einzelnen Haare sind vom unteren bis zum oberen Ende gleichmäßig grauschwärzlich, nicht wie beim Hirsch am unteren Ende heller. Die Form der Bürste ist eine mehr rundliche; ich fand bei einem ausgewachsenen männlichen Thier dieselbe 4 cm lang und 3,5 cm breit. Die Richtung der Bürstenhaare entspricht nicht ganz den Verhältnissen beim Hirsch, denn sie sind nicht von allen Seiten nach einem Centrum zu gerichtet, sondern sie verlaufen fast alle nach unten und etwas nach hinten, nur die von dem hinteren Schenkelkontour ausgehenden Haare zeigen nach unten und vorn. Der Winkel, den die einzelnen Haare zu der darunter liegenden Haut bilden, ist bei allen fast gleich und ziemlich groß, so dass er 90° beinahe erreicht. Dadurch wird es bedingt, dass sich die Bürste viel deutlicher von der Umgebung abhebt, trotzdem der Größenunterschied zwischen Bürstenhaaren und Haaren der Umgebung im Verhältnis geringer ist als beim Hirsch und im vorliegenden Falle nur 5 mm beträgt (beim Hirsch war der Unterschied 12 mm). Die Bürstenhaare sind hier 2, die anderen 1,5 cm lang. Auch der Unterschied in Bezug auf Massigkeit des Haares ist kein derart großer wie beim Hirsch. Die Bürstenhaare erscheinen beim Reh nur ganz wenig dicker, als die der Umgebung. Bezüglich der Dichtigkeit der Haare lässt sich kein sehr auffallender Unterschied im Vergleich mit denen der umgebenden Haut konstatiren. Am ehesten kann ich noch PAGENSTECHER (18, p. 911) beipflichten, wenn er behauptet, dass die Haare dichter stünden als anderswo, SOLGER's

(21, p. 174) Beobachtung, dass sie in der Bürste weniger dicht an einander gelagert wären, als in der Umgebung, kann ich nicht bestätigen. Also auch in diesem Punkte finden wir Verschiedenheiten bei Reh und Hirsch.

Nach dem Kurzschneiden der Haare grenzt sich die Bürste deutlich ab durch eine dunklere Färbung, die allerdings anscheinend durch die Farbe der kurzen Haarstummel bedingt ist. Die Oberfläche ist mit reichlichen Mengen einer grauen, trüben, klebrigen Masse bedeckt, die theilweise auch die Haare stark verfilzt und verklebt hatte. Eine haarlose Stelle wie beim Hirsch und wie sie auch SOLGER (21, p. 174) beim Reh konstatirte, konnte ich bei keinem der untersuchten Thiere finden. SOLGER beschreibt diese als eine haarlose, flache Warze etwa von der Größe einer Linse. Nach dem Ablösen der Haut findet man auf der Innenfläche deutlich die Haarbürste als grau-roth gefärbtes ovales Feld von derselben Größe, wie ich sie oben bei der Ausdehnung der Bürste angegeben habe. In dieser ganzen Ausdehnung ist die Haut gleichmäßig verdickt und setzt sich auf allen Seiten scharf gegen die Umgebung ab. Sie misst im Querschnitt 3 mm, der Querschnitt der umgebenden Haut nur 1 mm. Die gelben Körnchen (Drüsen) in den tieferen Schichten der Haut finden wir eben so wie beim Hirsch und noch ganz besonders gehäuft im Centrum der Bürste.

Mikroskopisch.

(Taf. I, Fig. 1.)

Wie schon früher erwähnt, ist die Metatarsalbürste des Rehes als einzige bereits von SOLGER und PAGENSTECHER mikroskopisch untersucht worden. Ich kann mich daher hier kürzer fassen und mich im Allgemeinen besonders den SOLGER'schen Ausführungen anschließen. Auch ich habe eine Verdickung sämtlicher Schichten der Haut gefunden, besonders aber der MALPIGHI'schen Schicht in der Epidermis und der gesammten Cutis. Die Zellen der Keimschicht sind ebenfalls pigmentfrei, wiewohl man vielleicht nach der schwärzlichen Färbung der Hautoberfläche Pigment in denselben vermuthen könnte. Der Papillarkörper ist höher und auch die glatte Muskulatur, die SOLGER nicht erwähnt, tritt in viel stärkeren Zügen, besonders in der Umgebung der tief eingesenkten Haarbälge und der Haarbalgdrüsen hervor als in der übrigen Haut (Fig. 1 *m*). Elastische Fasern sind ebenfalls, namentlich in den oberen Schichten des Corium, vorhanden. Die acinösen Drüsen (Fig. 1 *a*) sind stark vergrößert und

vermehrt. Einige von ihnen, die besonders oberflächlich liegen, sah ich direkt an die Oberfläche nicht in einen Haarbalg ausmünden. Die Vermehrung und Vergrößerung derselben hat ungefähr in demselben Maße Platz gegriffen, wie beim Hirsch. Auch der Zerfall der Drüsenzellen ist derselbe hochgradige und schnelle, so dass man die Mitte der Drüse und die Ausführungsgänge vollgepfropft mit jener krümligen, feinkörnigen, mit Eosin sich lebhaft roth färbenden Masse vorfindet. Einen verhältnismäßig deutlichen Unterschied im Vergleich zum Hirsch finden wir aber nun, wenn wir die tubulösen Drüsen (Fig. 1 *t*) ins Auge fassen. Während diese dort noch durch ziemlich breite Bindegewebszüge von einander getrennt waren, finden wir hier nur ganz feine Züge von Bindegewebe zwischen den einzelnen Abschnitten, und die Drüsen treten uns als ein fast zusammenhängendes, mächtiges Drüsenlager entgegen. Nur in der Haut der Laufbürste eines sehr alten Thieres fand ich das Bindegewebe des Corium sehr stark ausgeprägt. Besonders bedeutend hatte sich das unter, weniger das zwischen den Drüsenpacketen gelegene Bindegewebe verdickt. Jedenfalls aber war hier das Drüsenlager nicht derart zusammenhängend, wie ich es bei den anderen Rehen fand. Die Ausführungsgänge (Fig. 1 *e*) sind sehr eng, zunächst mit kubischem, im weiteren Verlaufe mit mehrschichtigem, platten Epithel ausgekleidet und mit bindegewebiger Wand versehen. Sie scheinen sämmtlich wie beim Hirsch an der Oberfläche der Haut auszumünden, wenigstens habe ich niemals Einmündungen derselben in die Haarbälge, wie dies SOLGER annimmt, finden können. Der feinere Bau der Sekretionsschläuche gleicht dem der tubulösen Drüsen des Hirsches. Alle besitzen in ihrem Inneren ein ziemlich weites, deutlich hervortretendes Lumen, das man häufig mit krümligen Massen angefüllt findet. Der Epithelbelag besteht aus einem einschichtigen Cylinder-epithel, dessen Kerne ziemlich groß sind und meist peripher liegen, nur bisweilen etwas mehr in die Mitte gerückt erscheinen. Das Parenchym der Cylinderepithelien ist gleichmäßig gefärbt und feinkörnig. Die Wand der Drüsenkanälchen besteht aus einer bindegewebigen Adventitia und einer Membrana propria. Dieser letzteren liegt innen eine deutliche Muskellage mit längsovalen bis stäbchenförmigen Zellkernen an, die an den engen Exkretionsgängen nicht mehr nachweisbar ist. In der Subcutis finden wir reichlich Nerven und Blutgefäße, genau wie in der der umgebenden Haut. Mikroskopische Angaben über die von SOLGER gefundene haarlose Stelle der Bürste fehlen.

3. *Cervus dama*.

Makroskopisch.

Die Bürste sitzt an derselben Stelle wie bei Hirsch und Reh, ähnelt jedoch in ihrer Gestalt mehr der des Hirsches und zwar erstens in Bezug auf die Form, die oval ist, und zweitens in Bezug auf die Abgrenzung, die ebenfalls besonders am vorderen Ende undeutlich ist. Ihre Farbe hebt sich scharf von der gelbröthlichen des Schenkels ab und ist viel heller als diese, nämlich weißgrau bis weiß. Die einzelnen Haare sind gleichmäßig von derselben Farbe vom unteren bis zum oberen Ende. Sie stehen weniger dicht und sind stärker und dicker als in der Umgebung. Das starke Hervortreten der Bürste wird dadurch bedingt, dass die Haare derselben länger sind als die der Umgebung (1,5 : 1 cm), und dass sie ferner ebenfalls einen größeren Winkel zur darunter liegenden Haut bilden. Die Richtung fast aller Bürstenhaare geht nach hinten und unten, nur einige wenige am hinteren Rande sitzende Haare zeigen lediglich nach unten oder geringgradig nach vorn und unten. Die Länge des Haarbüschels beträgt 5 cm, die Breite desselben 3 cm. In ihren unteren Abschnitten sind die Haare durch ein weißgraues, zähes Sekret verklebt, das auch der Oberfläche der Haut aufliegt. Nach dem Abscheren der Haare ist in der weißgrau erscheinenden Oberfläche der Bürstenhaut eine haarlose Stelle nicht ohne Weiteres deutlich sichtbar, erst bei genauerem Hinsehen tritt uns dieselbe als ein beim vorliegenden Exemplar etwa 5 mm langer, 1,5 mm breiter Fleck entgegen, der dieselbe Farbe besitzt, wie die Umgebung und nicht mit einem Schorf, sondern nur mit eingedicktem, gelblichen Sekret bedeckt ist. Die Richtung der haarlosen Stelle ist wie beim Hirsch. Wie verschieden diese nackten Flecke bei den einzelnen Thieren, ja sogar bei ein und demselben Thier sein können, beobachtete ich auch wieder beim Dam; denn wiewohl ich denselben am linken Schenkel des Thieres deutlich auf der Oberfläche, besonders nach Wegnahme des Sekretes finden konnte, gelang mir dies nicht beim rechten Schenkel. Erst nachdem ich die Haut quer durchgeschnitten hatte, stieß ich auf die betreffende Stelle, die sich durch das Fehlen der Drüsen in den tieferen Abschnitten, sowie durch die geringere Dicke der Haut kennzeichnete, hier jedoch viel kleiner als links und mit einzelnen Härchen bedeckt war. Außerdem fand ich nun auch Bürsten beim Damwild vor, die keine Spur einer derartigen Stelle aufwiesen. Der Querschnitt der verdickten Haut zeigt dasselbe

charakteristische Verhalten wie bei Hirsch und Reh. Im vorliegenden Falle misst die Haut der Bürste 4 mm im Dickendurchmesser, die der haarlosen Stelle 3 mm und die der Umgebung 1,5 mm.

Mikroskopisch.

Die Epidermis in der Haut der Bürste hat an Ausdehnung zugenommen, besonders ist die Keimschicht derselben erheblich verdickt. Am stärksten finden wir die Dickenzunahme in der »Epidermisplatte«. Dieselbe gleicht in ihrem mikroskopischen Verhalten vollständig der des Hirsches und lässt vor Allem auch den starken Kernverlust im Rete Malpighi erkennen, denn nur noch in den tiefsten Abschnitten nehmen die Kerne eine deutliche Färbung mit Hämatoxylin an; die nach oben zu gelegenen treten nur undeutlich hervor. Die dünne Coriumschicht unter der verdickten Epidermis besteht ebenfalls nur aus Bindegewebe und zeigt keine Spur von Haaren, Haarbälgen, Drüsen oder Muskulatur. Auch sie giebt hohe, unverzweigte Papillen in die darüberliegende Epidermis ab.

Im Corium der unmittelbaren Umgebung der eben besprochenen Stelle können wir nun wieder deutlich die für die Laufdrüse charakteristischen Merkmale konstatiren. Zunächst stoßen wir auf breite, die Haarbälge und Haarbalgdrüsen begleitende Muskelzüge und auf ein feines, besonders in den oberen Schichten gut ausgeprägtes Netz elastischer Fasern. Der Papillarkörper ist gut entwickelt, ziemlich breit und hoch. Die Talgdrüsen sind stark ausgedehnt und vermehrt. Sie zeigen den vom Hirsch und Reh her bekannten Bau, unterscheiden sich jedoch von den Talgdrüsen dieser Thiere dadurch, dass man an den Epithelien derselben fast durchgängig einen rapiden und hochgradigen Zerfall konstatiren kann. Nahezu alle Epithelien haben ihre Kerne verloren, und ihr Protoplasma weist weite, netzartige Hohlräume auf, in denen die Fetttröpfchen eingelagert sind. Die Ausführungsgänge der acinösen Drüsen sind eng und kurz und bieten im Bau keine Besonderheiten. Sie münden in die nahen Haarbälge ein.

Die Vermehrung der tubulösen Drüsen ist hochgradig. Wir finden verschiedene Drüsenkomplexe ähnlich wie beim Hirsch durch Bindegewebszüge abgegrenzt, und in jedem dieser Komplexe eine große Anzahl neben und über einander gelegener durchschnittener Tubuli von runder, ovaler oder oval-gebogener Gestalt vor. Das Lumen derselben ist durchgängig stark mit den bekannten krümeligen Massen angefüllt. Der Epithelbelag ist derselbe wie bei Hirsch und Reh,

jedoch fällt die Wand der Tubuli von der der vorher beschriebenen dadurch auf, dass sich in derselben weniger muskulöse Elemente vorfinden. Die Ausführungsgänge verlaufen ebenfalls nach der Oberfläche der Haut und zeigen in ihrem Bau keine Abweichungen. Man findet sie in ihren oberen Abschnitten oft von den glatten Muskelzügen umgeben, die wahrscheinlich durch ihre Kontraktionen das Sekret entleeren helfen. Die Subcutis ist reich an Blutgefäßen und Nerven.

4. *Cervus axis*.

Makroskopisch.

Ich hatte Gelegenheit drei äußere Laufbürsten vom *Axis*-Hirsch zu untersuchen und fand sie in ihrem makroskopischen Verhalten alle genau übereinstimmend, nur die Ausdehnung derselben differirte geringgradig je nach der Größe des betreffenden Thieres. Wie bei unseren drei Hirscharten findet sich die Bürste am oberen Ende des Metatarsus an dessen Außenseite, und zwar beginnt sie 2 cm unter der oberen Gelenkfläche des Knochens. Im äußeren Ansehen weicht sie nicht bedeutend von der braungelb gefärbten Umgebung ab, sie besitzt nur einen etwas helleren, mehr weißgelben Farbenton. Die einzelnen Bürstenhaare sind hellbraun, einige rein weiß gefärbt, und fast alle nehmen ihre Richtung nach einer am hinteren Rande der Bürste gelegenen haarlosen Stelle zu. Sie verlaufen also im Allgemeinen nach hinten, nur die hinter dem nackten Fleck gelegenen verlaufen nach unten und etwas nach vorn. Die Gestalt der Bürste ist eiförmig, ihre Länge beträgt 4 cm, ihre größte Breite 2,5 cm. Eben so wie sie durch ihre Färbung nur wenig von der Farbe des Schenkels abweicht, tritt sie auch nur geringgradig über die Oberfläche hervor, denn ihre Haare gehen, wiewohl sie länger sind als die der Umgebung (2 : 1,5 cm), in kaum größeren Winkel von der Haut ab als jene.

Nach dem Abscheren der Haare fällt nun beim *Axis*-Hirsch ganz besonders deutlich die ca. 2 cm lange haarlose Stelle auf, die glatt ist und grauweiße Farbe besitzt. Sie ist bei allen drei Thieren relativ gleich groß und scheint überhaupt bei *Cervus axis* konstant vorzukommen. Sie verläuft am Schenkel von vorn und oben nach hinten und unten, beginnt spitz, erreicht aber bald eine Breite von $\frac{1}{2}$ cm, um sich dann allmählich von dieser größten Breite aus wieder zuzuspitzen. Um diesen nackten Fleck herum finden wir einen ca. 1 cm breiten Ring von gelblichweißer Farbe, der, wie man nach dem Ablösen der

Haut bemerkt, deutlich verdickt erscheint, auf dem Querschnitt aber nur ganz undeutlich kleine, gelbliche Körnchen (Drüsen) aufweist. Die Dickenverhältnisse der verschiedenen Hautportionen sind folgende: Die gewöhnliche Haut misst 2 mm, die haarlose Stelle 1 mm, und die verdickte Partie 3 mm. Der Querschnitt der haarlosen Stelle erscheint schwarzbraun gefärbt.

Mikroskopisch.

Die Schnitte durch die Metatarsaldrüse des *Cervus axis* habe ich meist so angelegt, dass ich die haarlose Hautstelle mit den angrenzenden, verdickten Hautpartien in Verbindung hatte. Die mikroskopische Besichtigung zeigt uns, dass auch bei diesem Hirsche eine deutliche Verdickung der Epidermis vorhanden ist, die sich besonders noch an der haarlosen Stelle steigert. Der Papillarkörper ist gut entwickelt, das Corium in seinen oberen Schichten durch Anhäufung acinöser Drüsen geringgradig vergrößert, über deren genaueren Befund und besonders über deren Zerfallserscheinungen der Epithelien das bei Hirsch und Reh Gesagte gilt. Die Anhäufung der Talgdrüsen ist jedoch bei Weitem nicht so hochgradig, wie wir dies bei unseren Hirschen gefunden haben. Die einzelnen Bläschen haben geringere Ausdehnung, und gewöhnlich führen nur drei derselben zusammen in einen kurzen Ausführungsgang, und schließlich in den Haarbalg. Gegenüber der gewöhnlichen Haut ist jedoch eine deutliche Zunahme dieser Gebilde zu konstatiren. Die glatte Muskulatur ist ebenfalls in verstärktem Maße vorhanden; sie findet sich besonders in der Umgebung der sehr tief in die Haut hineinreichenden Haarbälge. Das elastische Fasernetz ist in den oberen Schichten sehr gut ausgeprägt. Auch eine Vermehrung der tubulösen Drüsen lässt sich wahrnehmen, nur ist dieselbe ebenfalls bei Weitem nicht in dem hohen Maße vorhanden, wie wir es sonst gesehen haben. Am meisten treten dieselben noch in unmittelbarer Nachbarschaft der haarlosen Stelle auf. Im feineren Bau konnte ich keine Besonderheiten im Vergleich zu denen der anderen Hirsche feststellen. Glatte Muskulatur findet sich ziemlich reichlich an den Sekretionsschläuchen. In der Subcutis verlaufen die größeren Nerven- und Gefäßstämme, die anscheinend gegenüber der benachbarten Haut nicht vermehrt wird. Sehr auffällig ist nun der mikroskopische Befund der haarlosen Stelle. Wie ich schon vorher erwähnte, finden wir an ihr die Epidermis stark verdickt. Diese Verdickung erstreckt sich auf beide Schichten der Oberhaut und nimmt bisweilen, namentlich im Centrum, drei Viertel

des Querdurchmessers dieser ganzen Hautpartie ein. Die Hornschicht weist viele Schichten abgestorbener Zellen auf und senkt sich bisweilen kraterförmig in die Keimschicht ein. Die letztere besteht aus vielen Reihen über einander liegender großer Zellen, die nicht den hochgradigen Zerfall ihrer Kerne zeigen, wie wir ihn bisher gefunden haben. Vielmehr sind die Kerne fast in der ganzen Keimschicht noch gut erhalten. Sie unterscheiden sich in den verschiedenen Lagen nur durch ihre Gestalt, indem die tiefer gelegenen groß und bläschenförmig sind, die darüber liegenden hingegen allmählich eine mehr platte Form annehmen. Von unten her schickt das sehr dünne Corium hohe, bis nahe zur Oberfläche reichende Papillen in die Keimschicht hinein. Muskulatur, Drüsen und Haarbälge fehlen in dieser Partie vollständig. Die Subcutis verhält sich wie in den angrenzenden Theilen der drüsenreichen Haut.

5. *Cervus porcinus*.

Makroskopisch.

Alles bei *Cervus axis* Gesagte gilt im Allgemeinen auch bei *Cervus porcinus*.

Die am oberen Ende der äußeren Seite des Metatarsus gelegene Bürste zeigt eine etwas hellere Farbe als der dunkelrothbraun gefärbte Schenkel und tritt, da die Haare in ziemlich spitzem Winkel von der Haut abgehen und nur $\frac{1}{2}$ cm länger sind als die der Umgebung, verhältnismäßig wenig hervor. Die Länge der Bürste beträgt bei dem Thier, das ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, 3 cm, die größte Breite 2 cm; die Gestalt ist ebenfalls oval.

Auch hier tritt in der Mitte der Bürste ein haarloser Fleck ohne Weiteres deutlich hervor. Derselbe ist 1 cm lang und wird bis zu $\frac{1}{2}$ cm breit. Er zeigt in Bezug auf seine Gestalt und Richtung genau dieselben Verhältnisse wie die haarlose Stelle bei *Cervus axis*. Die Haut in der Umgebung dieses Fleckes erscheint nach dem Abscheren der Haare heller und ist ebenfalls in derselben Ausdehnung wie beim vorher besprochenen Thier deutlich verdickt und weist winzig kleine gelbliche Körnchen in geringer Ausdehnung auf. Die Größenverhältnisse der Querschnitte der verschiedenen Hautpartien verhalten sich genau wie bei *Cervus axis*.

Mikroskopisch.

Auch im mikroskopischen Verhalten finden wir eine auffallende Ähnlichkeit der Metatarsalbürsten des Schweins- und Axischirses.

Beide Schichten der Epidermis sind in gleichem Maße besonders im Centrum der fraglichen Hautpartie verdickt. Erst nach der Peripherie zu werden sie allmählich niedriger. Das Corium beherbergt in den oberen Schichten die acinösen Drüsen, die in ihrem Bau und der Produktion des spezifischen Sekretes den bisher besprochenen gleichen, sonst allerdings nicht sehr hervorragend vermehrt sind. Auch der Zerfall der Epithelien erscheint nur geringgradig. Hingegen tritt die Muskulatur auch hier in Form stärkerer, die Drüsen und Haarbälge umfassender Züge auf, und auch elastische Fasern finden sich in ziemlicher Menge.

Die tubulösen Drüsen charakterisieren sich ohne Weiteres durch ihren Inhalt und die zwischen der Membrana propria und der Epithel-lage befindlichen glatten Muskelkerne als Schweißdrüsen. Sie treten ebenfalls vermehrt auf, aber bei Weitem nicht in dem Maße wie bei unseren Hirschen, denn wir finden die einzelnen Tubuli meist ziemlich weit von einander entfernt und durch breite Bindegewebsmassen getrennt. Nur in der direkten Umgebung der Epidermisplatte sind sie mehr gehäuft. Die Epithelien bestehen ebenfalls aus einer Lage kubischer Zellen mit bläschenförmigen Kernen. Die Ausführungsgänge zeigen keine Besonderheiten.

Die Epidermisplatte (Fig. 2) erscheint in gleicher Ausdehnung und von gleichem Bau wie bei *Cervus axis*. Besonders deutlich sieht man hier, wie die in den tieferen Lagen bläschenförmigen Kerne sich nach der Oberfläche zu allmählich abflachen, zerfallen und schließlich ganz verschwinden. Die unter der Epidermis liegende dünne Schicht des Corium mit ihren hohen Papillen und die Subcutis bieten kein abweichendes Bild.

6. *Cervus canadensis*. Wapiti.

Makroskopisch.

Der Wapiti nimmt als einziger plesiometarcarper Vertreter der neuen Welt auch eine Sonderstellung in Bezug auf seine Haarbüschel ein. Er ist der einzige amerikanische Hirsch, der zwar eine äußere Laufdrüse besitzt, dem aber die innere Fersendrüse fehlt. Bereits CATON (6, p. 256) weist auf die Thatsache hin und erwähnt, dass BAIRD der Erste war, der allerdings etwas unbestimmt auf das Fehlen der Tarsaldrüse aufmerksam machte. (Description of the quadrupeds in Pacific Railroad Reports.)

CATON's Beobachtungen über die Laufdrüsen des *Cervus canadensis* sind kurz folgende: »Das in ganzer Ausdehnung mit Haaren

bedeckte, ovale Gebilde liegt am oberen Ende der Außenseite des Metatarsus mehr am hinteren Rande und erscheint weiß mit Ausnahme der Randhaare der Bürste, die gefärbt sind. Die weißen Bürstenhaare sind bisweilen länger als die Haare der Umgebung, bisweilen aber auch kürzer und sie werden dann von jenen überdeckt. Vom unteren Rande der Bürste aus setzt sich ein Streif rother Haare am hinteren Rande des Schenkels nach unten bis zu den Afterklauen fort. Die Länge der Bürste beträgt 3—4 Zoll (8—10 cm), ihre Breite 1 Zoll 6 Linien (ziemlich 3 cm). Die Dicke der Haut hat an der fraglichen Stelle zugenommen, die Oberfläche erscheint schwammig. Eine haarlose Stelle soll nach CATON bei der Laufbürste des *Wapiti* nicht vorkommen.

Eine aus der Tharandter Sammlung stammende Metatarsaldrüse des *Wapiti* fand ich 8 cm lang und 3,5 cm breit, von ovaler Gestalt und an der Außenseite des Laufes liegend, etwa 7 cm unter der oberen Gelenkfläche beginnend und die ganze hintere Hälfte des Schenkels in der eben erwähnten Ausdehnung einnehmend. Sie hebt sich durch ihre eigenthümliche Färbung von der dunkelbraunen Farbe der übrigen Haut des Laufes deutlich ab. Die central in der Bürste liegenden Haare, die etwas dicker sind, aber nicht so dicht stehen als in der Umgebung, sind weiß gefärbt, nach der Peripherie zu nehmen sie aber eine hellbräunliche Färbung an. Die Richtung der Bürstenhaare geht nach unten und geringgradig nach hinten, nur einige wenige am hinteren Rand der Bürste liegende Haare zeigen lediglich nach unten. Im vorliegenden Falle sind dieselben 1 cm länger als die der Umgebung (2,5 : 1,5 cm) und sie erheben sich in größerem Winkel von der Haut, so dass also auch hierdurch ohne Weiteres die Bürste deutlich erscheint. Am Grunde der Haare findet sich ein reichliches, dickes, graugelbes Sekret, das auch der Oberfläche der Haut aufliegt. Nach dem Abscheren der Haare grenzt sich die drüsenreiche Hautpartie deutlich von der schwarzbraun gefärbten Umgebung ab, da sie weißgraue Farbe besitzt. Die Oberfläche erscheint uneben, schwammig. Eine haarlose Stelle konnte ich nicht beobachten, nur fand ich im Centrum eine schmale, etwa 5 mm lange, nur ganz spärlich mit Haaren besetzte Stelle, die an die Epidermisplatte der vorhergehenden Thiere erinnern könnte. Ein definitives Urtheil über das Fehlen oder eventuelle Vorkommen dieses Gebildes beim *Wapiti* kann ich nicht abgeben, da ich nur ein Thier untersuchen konnte. Möglicherweise haben wir hier dieselben Verhältnisse wie bei unseren drei Hirscharten.

Die Haut ist in der ganzen Ausdehnung der Bürste deutlich verdickt, besonders stark aber im Centrum. Auf dem Querschnitt, der in seiner größten Ausdehnung 6 mm, das Doppelte der umgebenden Haut, ausmacht, treten deutlich die gelben Körnchen als Ausdrück von Drüsenhäufungen auf.

Mikroskopisch.

Die mikroskopischen Verhältnisse der Laufdrüse des *Wapiti* kann ich leider nicht eingehend behandeln, da das Material ungenügend fixirt war und längere Zeit in Alkohol gelegen hatte, wodurch die Kernstrukturen stark verwischt waren. Die Hauptveränderungen in der Haut der Bürste lassen sich jedoch nach den Präparaten leicht konstatiren. Die Epidermis ist gegenüber der Umgebung, namentlich in ihrer Hornschicht, verdickt. Im Corium finden sich starke, die Drüsen und Haarbälge umfassende glatte Muskelzüge und ein außerordentlich starkes und ausgebreitetes Netz elastischer Fasern. Die Haarbälge zeigen keine Besonderheiten. In auffallender Weise sind nun beide Drüsenarten gegenüber der Umgebung vergrößert und vermehrt. Die mittleren Schichten der Lederhaut werden fast ganz von einem Lager acinöser Drüsen eingenommen, das nur durch Haarbälge und sehr schmale Bindegewebszüge unterbrochen ist. Die tubulösen Drüsen sind ebenfalls mächtig entwickelt. Wir finden eine große Anzahl von Drüsenkomplexen, die durch Bindegewebe getrennt sind, und von denen jeder eine Menge durchschnittener Tubuli aufweist. Die einzelnen Drüsenkomplexe haben im Allgemeinen ovale Gestalt, sie nehmen in ihrer größten Ausdehnung das ganze Gesichtsfeld einer ca. 80fachen Vergrößerung ein. Die Subcutis ist gut entwickelt und erscheint etwas stärker als in der Nachbarschaft. Eine Epidermisplatte habe ich nicht feststellen können, auch nicht an der bei der makroskopischen Besichtigung erwähnten, nur mit spärlichen Haaren besetzten Hautstelle.

II. Hirsche mit vorhandener Tarsal- und Metatarsalbürste.

In dieser zweiten Gruppe haben wir es hauptsächlich mit Hirschen Amerikas zu thun, nur ein gleichzeitig in den nördlichen Regionen der alten und neuen Welt vorkommender Hirsch, *Alces machlis*, gehört ebenfalls hierher. Früher war man sich über die Stellung des Elch in dieser Beziehung nicht ganz im Klaren. Zwar behauptet GRAY (6, p. 251) bereits im Jahre 1836, innere Tarsal- und äußere im oberen Drittel des Metatarsus gelegene Metatarsalbürsten gefunden

zu haben und auch FITZINGER (8, p. 10), BLASIUS (2, p. 251) und BRANDT (4, p. 7) sind dieser Angabe GRAY's gefolgt, aber CATON (6, p. 254) leugnete das Vorkommen der Metatarsalbürste ganz entschieden. Erst NITSCHKE (15, p. 190) hat uns im Jahre 1891 darauf hingewiesen, dass thatsächlich beide Arten von Bürsten beim Elch vorkommen können. Die Metatarsalbürste sitzt nun aber nicht, wie GRAY und die anderen Autoren annehmen, im oberen Drittel des Metatarsus, sondern sie findet sich genau wie bei den telemetacarpalen Thieren der neuen Welt, wenn sie überhaupt bei diesen vorhanden ist, im unteren Drittel oder wenigstens an der Grenze des mittleren zum unteren Drittel. Es ist also berechtigt, wenn ich den *Alces machlis*, bezüglich dessen ich die Angaben NITSCHKE's nur voll bestätigen kann, ebenfalls in dieser Gruppe bespreche. Vielleicht bildet er den Übergang zur folgenden dritten Abtheilung (Hirsche mit nur vorhandener Tarsaldrüse), denn thatsächlich gelingt es uns nicht in allen Fällen, die Metatarsalbürste aufzufinden.

Aus der Tharandter Sammlung erhielt ich, als in diese Gruppe gehörig, das Material von 1) *Cariacus virginianus* und 2) von *Alces machlis*.

1. *Cariacus virginianus*.

Makroskopisch.

a. Metatarsalbürste.

Die Bürsten des virginischen Hirsches hat bereits CATON (6, p. 260) einer eingehenden makroskopischen Untersuchung unterzogen, und ich will vorerst seine Ergebnisse kurz referiren. Er beschreibt, dass er die in der unteren Hälfte des Metatarsus gelegene Metatarsaldrüse des *Cariacus virginianus* bei Thieren des verschiedensten Alters, der verschiedensten Gegenden, bei zahmen und in der Wildnis lebenden stets von einer wunderbaren Übereinstimmung angetroffen, und dass er sie nur analog der verschiedenen Größe der Thiere auch verschieden groß gefunden hat. Im Centrum der Bürste findet sich ein im Verhältnis sehr großer, haarloser, mit einer harten, schwarz gefärbten Masse bedeckter Fleck, dessen oberes Ende fast in der Mitte des Schenkels liegt und der 1,8 cm lang und 0,4 cm breit ist. Um diesen Fleck herum gruppirt sich die Haarbürste, die eine Länge von 3,7 cm und eine Breite von 1,8 cm besitzt und bis zum hinteren Schenkelkontour reicht. Die Farbe ihrer Haare ist weiß im Gegensatz zu der rothbräunlichen Farbe des übrigen Schenkels, und bis-

weilen findet sich noch an der Grenze der weißen, übrigens bedeutend längeren Bürstenhaare ein schmaler Saum schwarz gefärbter Haare eingelegt, der nur den virginischen Hirschen in den bergigen westlichen und nördlichen Gegenden Amerikas fehlt.

Bei den von mir untersuchten Metatarsalbürsten des *Cariacus virginianus* habe ich dieselben Verhältnisse gefunden wie CATON. Der Hauptunterschied von denen unserer Hirsche besteht darin, dass dieses Gebilde in der unteren Hälfte des Metatarsus gelegen ist und dass es besonders durch den großen haarlosen Fleck, den auch ich nachweisen konnte, auffällt. Den CATON'schen Bemerkungen möchte ich nur noch hinzufügen, dass die Gestalt der mehr am hinteren Rande des Metatarsus liegenden, durch ihre weiße Farbe deutlich abgegrenzten Haarbürste eine eiförmige ist, und dass die haarlose Stelle, die ich nicht mit einem Schorfe bedeckt vorfand, fast genau von oben nach unten verläuft. Die Länge der Bürste beträgt bei dem ausgewachsenen Thier 4 cm, die größte Breite 3 cm. Sie fällt übrigens auch ohne Weiteres dadurch auf, dass ihre in dem hinteren Abschnitt gelegenen Haare stark über den hinteren Kontour des Schenkels hinausragen. Die einzelnen Bürstenhaare erheben sich in größerem Winkel von der Haut und zeigen alle nach hinten. Sie sind länger als in der Umgebung (1,5 : 0,8 cm) und auch dicker, stehen aber nicht so dicht wie dort.

Die auf dem Querschnitt der Haut unserer Hirsche wahrnehmbaren gelben Körnchen fehlen hier bei makroskopischer Besichtigung vollständig, die Dickenzunahme der Haut ist verhältnismäßig gering. Ob eine lebhaftere Sekretion der Hautdrüsen vorhanden ist, die durch ein auf der Oberfläche oder zwischen den Haaren befindliches Sekret kenntlich wird, konnte ich nicht mehr feststellen, da mir kein frisches Exemplar zur Verfügung stand. Bei einem jugendlichen und einem frisch gesetzten *Cervus virginianus* hatte ich denselben Befund wie bei dem ausgewachsenen Thiere.

b. Tarsalbürste.

Von der Tarsalbürste des *Cariacus virginianus* schreibt CATON, dass auch sie bei allen Varietäten derselben gleich ist. Sie ist ziemlich groß, sitzt an der Innenseite des Sprunggelenkes und hat birnenförmige Gestalt. Das schmale Ende liegt mehr oben, das breite unten. Ihre Farbe ist meist weiß, nur bisweilen sind die Haarspitzen, besonders die am unteren Ende der Bürste, etwas dunkler gefärbt. Die Tarsalbürste zeichnet sich vor der Metatarsalbürste dadurch aus,

dass sie im Stande ist, bei irgend welcher Erregung des Thieres sich aufzurichten und dadurch viel deutlicher hervorzutreten.

Ich fand die Fersenbürste des mexikanischen Hirsches in einer Länge von ca. 8 cm an der Innenseite des Tarsus vor. Sie beginnt am distalen Ende des Unterschenkels in ziemlich spitzem Winkel und verbreitert sich allmählich, indem sie nach unten und hinten, fast parallel mit dem vorderen Schenkelkontour, ca. 2 cm von demselben entfernt verläuft, bis sie etwa in der Höhe des Sprungbeinhöckers ihre größte Breite von 3 cm erreicht. Von da ab spitzt sie sich wieder etwas zu und endet ziemlich in der Mitte des Sprungbeins in stumpfem Winkel.

Die einzelnen nach unten gerichteten Bürstenhaare bedecken gleichmäßig die darunter liegende Haut und sind ziemlich grob und fast alle rein weiß gefärbt, nur die mehr in der Peripherie stehenden besitzen bräunlichweiße Farbe. Sie sind länger als in der Umgebung und gehen in größerem Winkel von der Haut ab, und dadurch tritt der Haarbüschel, besonders in den unteren Abschnitten, wo die Haare 4 cm lang sind und in fast rechtem Winkel von der Unterlage abstehen, sehr deutlich hervor. Die Hautverdickung im Bereich der Fersenbürste lässt sich nach dem Ablösen der Haut deutlicher nachweisen als bei der Laufbürste desselben Thieres. Sie beträgt ca. das Dreifache der umgebenden Haut. Makroskopisch lassen sich aber auch hier keine Drüsenhäufungen erkennen.

Eine Epidermisplatte ist in keinem Falle nachzuweisen.

Mikroskopisch.

a. Metatarsalbürste.

Die Verdickung der Oberhaut hat nicht in dem Maße stattgefunden, wie bei den bisher besprochenen Hirschen mit Ausnahme der im Centrum befindlichen Epidermisplatte und deren nächster Umgebung. Die erstere gleicht in ihren Einzelheiten vollständig der des *Axis*- und Schweinhirsches. Die stärkste Verdickung hat wie bisher immer das Corium erfahren und zwar vor Allem durch eine enorme Verbreiterung und Verlängerung der glatten Muskelzüge, die uns im Schnitt ganz deutlich die Grenze zwischen der Haut der Bürste und der Umgebung kund giebt. Das feine Netz der elastischen Fasern zeigt keine Besonderheiten. Die Talgdrüsen besitzen ihren charakteristischen, den Talgdrüsen der übrigen gleichenden Bau, jedoch zeigen sie nicht die starke Vergrößerung und Zunahme wie bei unseren Hirschen und auch bei Weitem nicht den hochgradigen, rapiden

Zerfall der Epithelien. Auch die Schweißdrüsen sind verhältnismäßig wenig vermehrt, nur in den rings um die haarlose Stelle befindlichen Partien sind sie stärker gehäuft. Die Tubuli liegen, wenigstens in den peripheren Abschnitten des Drüsenfeldes, vereinzelt, erst nach der Mitte zu finden wir mehrere direkt neben einander gelegen und zu einem Drüsenkomplex vereinigt, der durch stärkere Bindegewebszüge abgegrenzt ist. Der feinere Bau der tubulösen Drüsen bietet nur in so fern eine Abweichung, als die zwischen der Membrana propria und der Epithelschicht befindliche Muskellage außerordentlich gut entwickelt ist. Im Lumen findet sich vielfach eine ziemliche Menge jener eigenthümlichen gerinnselartigen Produkte, die wir auch früher schon gesehen haben, und die ebenfalls keine Reaktion auf Fett oder Mucin geben, demnach nur Reste von Schweiß darstellen können.

Die Subcutis ist sehr reich an Blutgefäßen und Nerven.

b. Tarsalbürste.

Auch hier können wir, wie bei der Metatarsalbürste desselben Thieres, keine besonders auffällige Verdickung der Epidermis konstatiren, dieselbe behält vielmehr in ganzer Ausdehnung nahezu ihre gewöhnliche Stärke bei. Hingegen betrifft die bereits makroskopisch erkennbare Verdickung der Haut lediglich das Corium. Am augenfälligsten tritt uns hier die enorme Verbreiterung und Vermehrung der Muskulatur entgegen, die noch stärker ist als in der Metatarsalbürste. Die Muskelzüge begleiten die oft bis zur Subcutis reichenden Haarbälge in ihrer ganzen Länge bis nahe zur Oberfläche und scheinen dieselben sammt den in sie einmündenden Haarbalgdrüsen fast von allen Seiten zu umgeben. Gewöhnlich liegt die Muskulatur dem Grunde des Haarbalges direkt an und verläuft dann parallel mit demselben; erst in den höheren Schichten des Corium weicht sie etwas zur Seite und umgiebt dann gleichzeitig noch die dem Haarbalg anliegenden acinösen Drüsen. Nach oben zu verschmälern sich die Muskellagen allmählich, und an ihren Enden strahlen sie meist in feinen Zügen in das umgebende Bindegewebe aus. Durch diesen Befund lässt es sich leicht erklären, dass durch die Kontraktionen dieser starken Muskelzüge in Folge irgend welcher nervöser Einflüsse die Richtung der Haare geändert, und dadurch ein stärkeres Hervortreten und Sträuben des Haarbüschels, wie es CATON beschrieben hat, bewerkstelligt werden kann. Außerdem ist nun das Corium in ganzer Ausdehnung mit einem kolossal entwickelten Netz elastischer

Fasern ausgestattet, das besonders die oberen Theile der Haarbälge, die nicht direkt von glatter Muskulatur umgeben werden, vollständig umspinnt.

Die acinösen Drüsen haben eine deutliche Vermehrung gegenüber der Umgebung erfahren. Sie liegen meist in Form langgestreckter Bläschen den Haarbälgen an und münden mit sehr kurzem Ausführungsgange in dieselben hinein. Die Drüsenepithelien sind ziemlich groß und zeigen einen hochgradigen, rasch eintretenden Zerfall. Im Übrigen zeigt ihr Bau keine Abweichungen.

Die tiefer gelegenen tubulösen Drüsen konnte ich leider nur bei einem jungen Thiere genauer beobachten, da sie in den anderen, von älteren Thieren herrührenden Präparaten durch irgend welchen Zufall fast alle ausgefallen waren. Wir finden aber trotzdem ganz deutlich die Eigenthümlichkeiten der tubulösen Drüsen. Auch sie sind deutlich vermehrt, bilden aber kein zusammenhängendes Drüsenlager, da sie durch Bindegewebe und durch die tief eingesenkten Haarbälge ziemlich weit von einander entfernt liegen. Bezüglich ihres feineren Baues habe ich nichts Wesentliches hinzuzufügen. Vor Allem fällt an ihnen die zwischen der Membrana propria und dem einschichtigen Cylinderepithel gelegene sehr gut entwickelte Lage glatter Muskelfasern auf. Reaktion auf Fett oder Mucin tritt auch hier nicht ein.

Die Subcutis verhält sich wie in der Haut der Metatarsalbürste.

2. *Alces machlis*.

Makroskopisch.

a. Metatarsalbürste.

(Fig. 8.)

Vom Elch existirt nur eine genauere Beschreibung seiner Tarsalbürste von CATON (6, p. 250), während die der Metatarsalbürste fehlt, da der amerikanische Forscher annahm, dass sie beim Elch überhaupt nicht vorkäme (s. vorher). Wie ich oben schon erwähnte, ist man sich lange über den Sitz der Bürste im Unklaren gewesen; erst NITSCHKE hat mit Sicherheit dieselbe im unteren Drittel des Metatarsus gefunden. Er schreibt (16, p. 190), dass beim Elch das Drüsenfeld verhältnismäßig so klein sei (14 : 7 mm), dass es vollständig von den Randhaaren bedeckt werde und nur bei frischen Exemplaren ohne Weiteres durch die dunklere Färbung der es überdeckenden Haare auffiele. Die Metatarsaldrüse scheine übrigens nicht konstant zu sein, denn BLASIUS habe sie bei drei Paar anderen getrockneten

Elchhinterläufen nur an einem einzelnen Lauf undeutlich entwickelt gefunden, und auch NITSCHKE selbst habe an dem anderen zugehörigen Laufe keine Spur desselben entdecken können. Ich erhielt aus der Tharandter Sammlung einen Elchhinterlauf, an dem deutlich die Laufbürste sichtbar ist, zur Untersuchung. Die Lage derselben ist etwa 10 cm über dem Fesselgelenk in dem hinteren Abschnitte des Metatarsus. Sie sticht zunächst nur durch eine abweichende schwarzbraune Färbung von der Umgebung ab, hingegen ist die Richtung und die Länge ihrer Haare dieselbe wie am übrigen Schenkel, auch bezüglich der Dicke und Dichtigkeit lässt sich kein Unterschied konstatieren. Die Bürste ist 3 cm lang und 1,5 cm breit und erstreckt sich von vorn und oben nach hinten und unten bis zum hinteren Schenkelkontour, ohne denselben zu überragen. Außer der abweichenden Färbung kennzeichnet sich aber nun die fragliche Stelle noch durch eine in der Richtung der Haare verlaufende, nackte, graubraun gefärbte Hautpartie, die mit einem 1 mm dicken, schwarzen Schorf bedeckt ist. Sie liegt im Centrum der Bürste und ist 1,3 cm lang und 0,7 cm breit. Eine sonderliche Verdickung der unter der Bürste liegenden Haut lässt sich nicht feststellen, auch kann man keine makroskopisch sichtbaren Drüsenhäufungen beobachten. Bei einigen (von Herrn DOHRANDT, Oberverwalter in Boranowo an die Tharandter Sammlung geschickten) getrockneten Elchläufen konnte ich beobachten, dass die Laufbürsten geringer entwickelt waren als bei dem eben beschriebenen Thiere. In dem einen Falle kennzeichnete sie sich noch deutlich durch eine dunklere Färbung der Haare, ein nackter Fleck war jedoch nicht nachweisbar, vielmehr bedeckten die Haare vollständig gleichmäßig die betreffende Stelle. Im zweiten Falle schließlich konnte ich nicht die geringste Spur einer Laufbürste entdecken; die Haare waren sämtlich gleichmäßig gefärbt und eine haarlose Stelle ebenfalls nicht vorhanden.

b. Tarsalbürste.

(Fig. 9.)

Deutlicher und konstanter als die Laufbürste ist die Fersenbürste des Elch. CATON beschreibt, dass die »Drüse« vollständig mit Haaren bedeckt ist, die dichter stehen als in der Haut der Nachbarschaft, und die in größerem Winkel von der Haut sich erheben. Die Haarbürste erstreckt sich von den hinteren Abschnitten der Innenseite des Sprunggelenkes, wo sie in einem niedrigen schmalen Haarsaum beginnt, in horizontaler Richtung allmählich breiter werdend nach

vorn bis etwa zur Mitte des Sprunggelenkes. Dort erlangt sie eine Breite von etwa 4 cm und endet plötzlich, so dass ihre ganze Länge ca. 8 cm beträgt. Die Bürstenhaare sind fast stets schwarz, nur bisweilen sind sie weiß oder braunroth. Nach dem Abscheren der Haare zeigt die Haut der Bürste ein schwammiges Aussehen, und trennt man sie von ihrer Unterlage ab, so erscheint sie doppelt so dick als die Haut der Umgebung. Ein besonderer muskulöser und nervöser Apparat soll die Thiere befähigen, in der Erregung die Bürstenhaare zu sträuben, so dass sie in rechtem Winkel von der Haut abstehen. Nach CATON ist der *Alces machlis* der einzige Hirsch, bei dem sich die Tarsalbürste in horizontaler Richtung erstreckt.

Bei den von mir untersuchten Exemplaren fand ich die Tarsalbürste von graubrauner Farbe, aber von derselben Lagerung, Ausdehnung und Gestalt, wie oben angegeben. Die Richtung der besonders in der Mitte stark verdickten und groben, aber nur unbedeutend längeren Bürstenhaare ist eigenthümlich. Sie sind in der oberen Hälfte alle von vorn und oben nach hinten und unten gerichtet, in der unteren Hälfte hingegen verlaufen sie gegen eine etwa in der Mitte der Bürste, 5 cm von dem hinteren und 9 cm von dem vorderen Schenkelkontour entfernt gelegenen Stelle zu, an der sie zusammenstoßen und stark gesträubt sind. Die in der Peripherie gelegenen Haare liegen dem Schenkel noch ziemlich glatt an und unterscheiden sich nur durch ihre dunklere Färbung von der weißlichgrau gefärbten der Umgebung.

Das unebene Aussehen der Oberfläche konnte auch ich deutlich wahrnehmen. Der von CATON hierfür gebrauchte Ausdruck »schwammig« ist außerordentlich treffend. Auf dem Querschnitte der Haut der Bürste, der im Gegensatz zu dem etwa 4 mm messenden Querschnitt der übrigen Haut 1 cm beträgt, kann man wieder sehr deutlich bereits makroskopisch die Drüsenanhäufungen besonders in den mittleren Schichten wahrnehmen. Auch das Unterhautbindegewebe ist stark verdickt.

Wie CATON schon beschreibt, existirt bei der Tarsalbürste des *Alces machlis* ebenfalls keine haarlose Stelle.

Mikroskopisch.

a. Metatarsalbürste.

Wie wir schon bei der makroskopischen Besichtigung nur wenig Unterschiede von der Haut der Umgebung finden, so fehlen auch im mikroskopischen Bild nahezu alle von früher her für die

Laufbürsten bekannten Merkmale. Am deutlichsten sehen wir noch die Epidermisplatte ausgeprägt. Sie ähnelt in so fern den bei Hirsch und Dam beschriebenen, als sie einen starken Kernzerfall im Rete Malpighi aufweist. Die tiefsten Lagen derselben zeigen deutlich bläschenförmige Kerne, sehr bald aber tritt eine Schrumpfung derselben, theilweise auch ein Zerfall in mehrere Theilstücke ein. Ihre Färbbarkeit ist dann nicht mehr so intensiv als früher, und nach oben zu sieht man sie allmählich verschwinden. Die Hornschicht ist sehr stark entwickelt und verläuft in Wellenlinien, indem die zwischen den Papillen liegenden Abschnitte sich tiefer einsenken. Der bei der makroskopischen Besichtigung erwähnte Schorf besteht lediglich aus einer großen Anzahl abgestorbener, verhornter, keine Spur von Kernfärbung mehr zeigender Zellsagen. Die unter der Epidermis liegende dünne Lederhaut mit ihren hohen, einfachen Papillen und die Unterhaut zeigen das gewöhnliche Bild.

Das eigentliche Drüsenfeld bietet nun in den einzelnen Schichten gegenüber der Haut der Nachbarschaft nahezu keine Abweichungen. Die Epidermis ist nur in unmittelbarer Nähe der Epidermisplatte etwas stärker, und das Corium nur ganz geringgradig verdickt. Diese Verdickung wird aber nicht durch Drüsenhäufung bedingt, sondern es scheint nur das Bindegewebe des Corium ein wenig stärker zu sein. Die Muskelzüge treten bedeutend in den Hintergrund. Sie sind sehr schmal und liegen in bekannter Weise den Haarbälgen und Talgdrüsen an. Das Netz elastischer Fasern in den oberen Schichten der Lederhaut ist ziemlich gut entwickelt. Die acinösen Drüsen finden sich meist als einfache und vereinzelt liegende Bläschen in unmittelbarer Umgebung der Haarbälge. Ihr Bau gleicht dem der früher beschriebenen Talgdrüsen, und auch der Zerfall der Epithelien ist wie dort ein ziemlich hochgradiger. Die tubulösen Drüsen liegen tiefer. Wir finden meist in nächster Umgebung der Haarwurzeln eine ziemliche Anzahl durchschnittener Tubuli zu Komplexen vereinigt, die durch starke Bindegewebszüge von einander abgegrenzt sind. Der Bau der Tubuli zeigt keine Verschiedenheiten; die glatte Muskulatur an der bekannten Stelle der Wand ist ebenfalls gut entwickelt. Genau dieselben Verhältnisse in Bezug auf Vorkommen und Bau der beiden Drüsenarten finden wir nun aber auch in der benachbarten Haut, so dass sich also in dieser Beziehung die Metatarsalbürste des Elchs von denen aller anderen Hirsche unterscheidet.

Die Subcutis zeigt mikroskopisch das gewöhnliche Verhalten.

b. Tarsalbürste.

Anders verhält es sich nun wieder mit der Tarsalbürste des Elch, die einen ähnlichen Bau wie die des virginischen Hirsches aufweist. Die Epidermis ist hier in beiden Schichten nur unerheblich vergrößert, desto mehr finden wir jedoch die dem Corium eigenthümlichen Bildungen verstärkt. Zunächst fallen wiederum die enorm verbreiterten Muskelzüge auf, die wir in gleicher Ausdehnung und Lage wie beim vorher besprochenen Thiere vorfinden. Sie reichen ebenfalls bis nahe zur Oberfläche und strahlen dort in feinere Züge aus. Elastische Fasern finden sich in großer Menge in den oberen, fast gar nicht in den unteren Lagen der Lederhaut vor. Das sonstige Bindegewebe ist reichlich vorhanden, der Papillarkörper gut entwickelt. Die Haarbälge sind tief in die Haut eingesenkt und besitzen in ihren oberen Abschnitten, und besonders an ihrem Ende, eine ganz erhebliche Breite.

Die Vermehrung der acinösen Drüsen ist nicht besonders stark, jedenfalls nicht so stark wie beim virginischen Hirsch. Die einzelnen Drüsenbläschen sind jedoch meist größer als in der Umgebung. Sie liegen in direkter Nähe der Haarbälge und münden in sehr kurzem Gange in dieselben ein. Der Zerfall ihrer Epithelien ist ziemlich hochgradig, der übrige Bau wie bekannt. Stärker haben die tubulösen Drüsen an Ausdehnung gewonnen. Sie sind in verhältnismäßig nahe bei einander gelegene Drüsenpackete abgetheilt, in denen eine große Anzahl einzelner Tubuli sich vorfindet. Die Drüsenpackete sieht man bereits makroskopisch auf dem Schnitt deutlich abgegrenzt. Sie sind meist lang und schmal und verlaufen im Allgemeinen in ihrer Längsrichtung senkrecht zur Oberfläche. Der feinere Bau der Sekretionsschläuche fällt besonders durch kolossal stark entwickelte Muskellagen unter der Epithelschicht auf, sonst finden wir die gewöhnlichen Verhältnisse vor. Die Ausführungsgänge der Schweißdrüsen besitzen in ihren unteren Abschnitten meist ein ziemlich weites Lumen mit der gewöhnlichen Auskleidung. Sie verlaufen fast alle in den starken Muskelzügen und münden an der Oberfläche aus.

Die Subcutis enthält viele Nerven und Gefäße, genau wie in der umgebenden Haut des Schenkels.

III. Hirsche mit fehlender Metatarsal- und vorhandener Tarsalbürste.

In dieser dritten Gruppe finden wir vor Allem einige den Gattungen *Creagroceros*, *Blastoceros* und *Subulo* zugehörige, telemetacarpa Vertreter der neuen Welt. Von diesen standen mir zwei in Südamerika vorkommende Hirsche — *Cariacus rufus* und *Cariacus campestris* — zur Verfügung¹. Außerdem aber hatte ich Gelegenheit, den ebenfalls hierher gehörigen, in den nördlichen Gegenden der alten und neuen Welt lebenden Hirsch — *Rangifer tarandus* — zu untersuchen.

1. *Cariacus rufus*.

Makroskopisch.

Die an der inneren Seite in den hinteren Abschnitten des Sprunggelenks gelegene Fersenbürste des rothen Spießhirsches fällt ohne Weiteres durch ein starkes Gesträubtsein und eine dunklere, graugelbe Färbung auf. Die Richtung ihrer Haare ist keine vertikale (virginischer Hirsch), sondern eine horizontale, ähnlich wie beim Elch. Die vorderen Bürstenhaare verlaufen alle von vorn nach hinten und geringgradig nach unten mit etwas stärkerem Winkel von der Haut sich erhebend, als die der Umgebung. Die in der Mitte und den hinteren Abschnitten der Bürste befindlichen Haare dagegen stehen senkrecht von der Haut ab. Sie sind sämtlich länger als die der benachbarten Haut, so dass auch dadurch noch die Bürste deutlicher gegen die Umgebung abgesetzt ist. Die Länge der Bürste beträgt bei dem von mir untersuchten erwachsenen Thiere 1,5 cm, die größte Breite 1 cm. Nach dem Abscheren der Haare lässt sich eine haarlose Stelle nicht nachweisen. Die Haut der Bürste erscheint in dem oben angegebenen Umfange deutlich verdickt (1,5 : 4 mm). Drüsenhäufungen treten in der Mitte der Bürstenhaut als kleine, aber sehr gut erkennbare, gelbliche Körnchen auf.

Bei einem von mir untersuchten jungen Thier lässt sich die Anwesenheit der Bürste vor dem Ablösen der Haut nur durch die dunklere Färbung der Haare bemerken. Dieselben sind nicht gesträubt und nicht länger als in der Umgebung. Nach dem Lostrennen der Haut

¹ Das Material vom ersteren stammt aus dem Zool. Garten von Dresden, letzteres aus dem von Köln.

von der Unterlage fühlt man jedoch auch hier bereits eine deutliche Verdickung durch.

Mikroskopisch.

(Fig. 3.)

Die Epidermis der Tarsalbürste ist in beiden Schichten gegenüber der Haut der Umgebung nicht stark verbreitert. Das Corium hingegen weist stärkere Veränderungen auf, indem es zunächst eine ganz erhebliche Vermehrung und Verdickung seiner glatten Muskelfasern, besonders in den mittleren und oberen Lagen erfahren hat (Fig. 3 *m*). Auch das elastische Gewebe kommt vermehrt in den oberen Lagen der Lederhaut vor. Die Verdickung des Corium beruht ferner zum großen Theil auf einer Bindegewebsvermehrung und, namentlich beim erwachsenen Thiere, auch auf einer Häufung von Drüsen, besonders der tubulösen Drüsen (Fig. 3 *t*). Die Haarbalgdrüsen (Fig. 3 *a*) bilden meist nur einzelne kleinere Bläschen, die in die Haarbälge einmünden, und die meist nur in der Mitte der Bürste etwas größer und zahlreicher erscheinen. Der Zerfall ihrer großen Epithelien ist jedoch ebenfalls ziemlich hochgradig. Die tubulösen Drüsen treten uns besonders in der Mitte der Bürste in Form von Drüsenpacketen entgegen, die durch Bindegewebe scharf abgegrenzt sind und viele durchschnitene Tubuli enthalten. Die Gestalt der letzteren ist meist rund oder oval, ihr Bau bietet keine Besonderheiten. Die wandständigen Muskelkerne sind deutlich vorhanden. Die Subcutis verhält sich wie gewöhnlich.

2. *Cariacus campestris*.

Makroskopisch.

Die Richtung der Tarsalbürste des *Cariacus campestris* anzugeben, ist mir nicht möglich, da ich nur das betreffende Hautstück, nicht im Zusammenhang mit dem Schenkel erhielt. Die Haare der birnenförmigen Bürste sind gesträubt, besonders stark an dem einen Ende. Die Länge der Bürste beträgt 2 cm, ihre größte Breite, etwa 1,5 cm vom Ursprung entfernt liegend, 1,5 cm. Die Haare, die etwas dichter und etwa $\frac{1}{2}$ mal länger sind, als die der Umgebung, auch einen stärkeren Winkel zur Haut bilden, als die der Nachbarschaft, sind meist weiß gefärbt; nur nach der Peripherie zu geht die weiße Farbe in eine graugelbe über. Nach dem Abscheren der Haare erscheint ein gleichmäßig weiß gefärbter Fleck von birnenförmiger Gestalt, der sich deutlich von der braunschwarz gefärbten

Umgebung abhebt. Im Bereich dieses Fleckes ist die Haut deutlich verdickt. Die größte Dicke in der Mitte des Fleckes beträgt 4 cm im Gegensatz zu der umgebenden Haut, die nur 1,5 cm misst. Auf dem Querschnitt treten deutlich eine große Anzahl kleiner, gelblicher Körnchen auf.

Mikroskopisch.

Die Epidermis der Tarsalbürste ist deutlich gegenüber der Umgebung verbreitert, besonders stark die Hornschicht. Im Corium finden wir die ähnlichen Merkmale wie beim *Cariacus rufus*, nämlich außerordentlich starke Vermehrung und Verdickung der glatten Muskelfasern und der elastischen Fasern, namentlich in den oberen Abtheilungen, außerdem aber eine bedeutende Häufung beider Drüsenarten. Abweichend von der Fersenbürste des *Cariacus rufus* ist nur, dass die Häufung namentlich der acinösen Drüsen hier viel hochgradiger ist als bei jenem Thiere. Wir finden nämlich beim *Cariacus campestris*, dass die Haarbalgdrüsen viele große Bläschen bilden, die nahe an einander liegen und den Hauptbestandtheil der oberen Coriumschichten ausmachen. Im histologischen Bau gleichen sie vollständig den früher beschriebenen acinösen Drüsen, besonders auch in Bezug auf den starken fettigen Zerfall der central gelegenen Epithelien. — Die tubulösen Drüsen treten in Form von dicht gelagerten Drüsenpacketen auf, die zwischen einander nur wenig Bindegewebe enthalten, so dass sie als ein beinahe zusammenhängendes Drüsenlager (ähnlich wie in der Laufbürste des Rehes) erscheinen. Auch sie sind demnach also reichlicher und in größerer Ausdehnung vorhanden, als beim vorher besprochenen Thier. Im feineren Bau bieten sie eben so wie die Subcutis nichts Abweichendes.

3. Rangifer tarandus.

Ich zähle zur dritten Abtheilung auch das Renthier, wiewohl ich aus der Litteratur entnommen habe, dass über das Vorkommen von Fersen- und Laufbürsten bei diesem Thiere noch Meinungsverschiedenheiten bestehen. CATON (6, p. 248) meint, dass nur eine Fersenbürste vorhanden sei, und dass man auch bei sorgfältigster Untersuchung keine Spur einer Laufbürste finden könne. FITZINGER (9, p. 18) hingegen spricht sowohl von Fersen- als auch von Laufbürsten. Nach genauen Untersuchungen mehrerer Renthierläufe der Tharandter Sammlung bin ich zu demselben Resultat gekommen, wie CATON und habe also in keinem Falle eine Laufbürste entdecken

können, was übrigens auch NITSCHKE bei vielen früher von ihm daraufhin untersuchten Thieren niemals gelungen ist (persönliche Mittheilung). Hingegen finden wir in allen Fällen eine Fersenbürste deutlich ausgeprägt. Über den Befund derselben ist Folgendes zu sagen.

Makroskopisch.

Die makroskopischen Verhältnisse der Fersenbürste beschreibt CATON bereits ziemlich ausführlich in seinem Werke. Er fand dieselbe beim Renthier von weißer Farbe, aber von etwas wechselnder Größe und Gestalt in vertikaler Richtung am hinteren Abschnitte des Sprunggelenkes liegend. Sie beginnt spitz am oberen Ende, verbreitert sich allmählich bis zum Anfang des unteren Drittels und endigt dann wieder in spitzem Winkel. Die Länge der Bürste beträgt nahezu 6 cm (2 Zoll) und ihre größte Breite etwa 3 cm (1 Zoll 3 Linien). Diese charakteristischen Kennzeichen sollen sowohl die Bürsten des nordamerikanischen als auch die des lappländischen Renthiers besitzen.

Den CATON'schen Bemerkungen habe ich noch hinzuzufügen, dass die weißen Bürstenhaare stärker und bedeutend länger, meist doppelt so lang sind, als die der umgebenden Haut, dass sie aber nur wenig gesträubt sind und ferner weniger dicht stehen. Die Haare sind durch ein gelbliches Sekret verklebt, das auch der Oberfläche aufliegt. Die Haut der Bürste ist erheblich verdickt und doppelt so stark als die der Umgebung. Auf dem Querschnitt kann man bereits makroskopisch eine Drüsenhäufung erkennen.

Mikroskopisch.

Die Fersenbürste des Ren hat, wie ich vorher sagte, schon TEMPEL mikroskopisch untersucht. Er erwähnt jedoch nur, dass er ein oberflächliches Lager hochgradig entwickelter acinöser Drüsen und ein tiefes Lager mächtiger Knäueldrüsen gefunden habe. Angaben über das sonstige mikroskopische Verhalten fehlen.

Bei den von mir untersuchten Bürsten fand ich folgendes Bild. Sowohl die Oberhaut in beiden Schichten als auch ganz besonders die Lederhaut sind gegenüber der Umgebung verbreitert. Die Verbreiterung der Epidermis ist bedingt durch eine Vermehrung der platten Hornschichtzellen und der größeren Keimschichtzellen, die des Corium durch eine Volumenzunahme des Bindegewebes, in dem wir stark vermehrte und vergrößerte Drüsen vorfinden. Auch die Muskulatur in der Fersenbürste ist bedeutend stärker als die der

Umgebung. Die Volumenzunahme derselben ist jedoch im Vergleich mit den besprochenen Fersenbürsten beim Renthier am wenigsten ausgeprägt. Elastische Fasern finden wir in großer Menge namentlich in den oberflächlichen Partien des Corium vor. Die Acini der in die Haarbälge einmündenden Haarbalgdrüsen sind meist länger als breit und verlaufen fast parallel zu den Haarbälgen, von starken Muskelzügen umgeben. In der Umgebung der Fersenbürste finden wir Acini von mehr rundlicher Gestalt, die bedeutend kleiner und weniger zahlreich sind. Das Lumen der acinösen Drüsen in der Bürste ist mit den bekannten, einen starken Zerfall zeigenden Zellen angefüllt. Die Schweißdrüsen sind gegenüber der Umgebung ebenfalls stark vermehrt. Sie treten uns in Form von Drüsenkomplexen entgegen, die aus einer Anzahl durchschnittener Tubuli sich zusammensetzen und durch breite Bindegewebszüge deutlich von einander abgesetzt sind. (Über den feineren Bau der Tubuli kann ich keine Angaben machen, da durch den Transport aus Schweden die Struktur bereits undeutlich geworden war.)

Auch die Subcutis ist gegenüber der Nachbarschaft verbreitert und besitzt außer großen Blutgefäßen einen besonderen Reichtum an Nerven.

Zusammenfassung.

Die Resultate meiner Untersuchungen über die Haarbürsten sind kurz folgende:

1) Die Haarbürsten an den Hinterextremitäten der Hirsche unterscheiden sich von der umgebenden Haut des Schenkels durch ihre meist hellere, stets aber abweichende Färbung.

2) Die Haare der Bürsten sind in der Mehrzahl der Fälle gesträubt und länger und gröber als in der Umgebung, stehen jedoch mit Ausnahme derer des Rehes weniger dicht an einander.

3) Nur die Metatarsalbürste des Elchs, die bisweilen vollständig fehlt, zeigt die sub 2 erwähnten Abweichungen nicht.

4) Das Ren besitzt keine Laufbürste.

5) In den Laufbürsten finden sich, wie bisher bekannt, von vorn und oben nach hinten und unten verlaufende haarlose Stellen im Centrum bei *Capreolus capraea*, *Cariacus virginianus* und *Alces machlis*, nach meinen Untersuchungen auch bei *Cervus elaphus*, *Cervus dama*, *Cervus axis* und *Cervus porcinus*, also bei allen von mir untersuchten Hirschen mit Ausnahme des *Cervus canadensis*.

6) Die haarlose Stelle ist nicht konstant bei *Cervus elaphus*, *Capreolus capraea* und *Cervus dama*.

7) Die Fersenbürsten besitzen keine haarlosen Stellen.

8) Die Richtung der Fersenbürste ist horizontal bei *Alces machlis* und *Cariacus rufus* und vertikal bei *Cariacus virginianus* und *Rangifer tarandus*.

9) Die Haut der Haarbürsten weist eine mehr oder weniger starke Verdickung gegenüber der umgebenden Haut auf.

10) In diesen verdickten Partien können meistentheils bereits mit bloßem Auge Drüsenhäufungen erkannt werden.

11) Mikroskopisch unterscheidet sich die Haut der Bürsten von der der Umgebung mit Ausnahme der Laufbürste des Elchs a) durch eine Verdickung der Epidermis, b) durch eine mehr oder weniger starke Vermehrung der im Corium liegenden glatten Muskulatur, der elastischen Fasern, des Bindegewebes und der beiden Drüsenarten (der oberflächlich gelegenen acinösen und tiefer gelegenen tubulösen Drüsen).

12) Die sub 4 erwähnte haarlose Stelle stimmt bei allen Hirschen überein a) durch eine enorme Verdickung beider Schichten der Epidermis, b) durch das Fehlen von Haarbälgen (Haaren), Drüsen und glatter Muskulatur in ihrer dünnen Lederhaut und c) durch Aussendung hoher, schmaler, unverzweigter Papillen in die Oberhaut.

13) Die Laufbürste des Elchs unterscheidet sich mikroskopisch von der Haut ihrer Umgebung nur durch die haarlose Stelle.

14) Fersen- und Laufbürsten stimmen in ihrem Bau überein, nur ist die glatte Muskulatur des Corium in der Fersenbürste stärker entwickelt.

15) Die elastischen Fasern finden sich stets in den oberen Lagen des Corium, nicht in den unteren.

16) Die tubulösen Drüsen sind meist stärker gehäuft als die acinösen. Sie treten fast immer in Form von Drüsenkomplexen auf, die durch breitere Bindegewebszüge abgegrenzt sind, nur beim Reh bilden sie ein fast zusammenhängendes Drüsenlager.

17) Die mit einer haarlosen Stelle versehenen Laufbürsten zeigen die tubulösen Drüsen am stärksten in der nächsten Umgebung dieser Stelle.

18) Bei jugendlichen Thieren ist die Häufung der Drüsen nicht so bedeutend als bei erwachsenen.

2. Die Brunftfalten der Hirsche.

Im zweiten Theile meiner Arbeit bringe ich die Untersuchung eines Gebildes in der Haut der Cerviden, das bis jetzt nur einmal in der Litteratur erwähnt worden ist. Es ist dies die zuerst von NITSCHKE im Jahre 1883 aufgefundenene »Brunftfalte des Rothwildes«. Wir verstehen nach NITSCHKE (16, p. 33) unter diesem Gebilde eine bei *Cervus elaphus* vorkommende Faltenbildung in der Haut, die jederseits genau die Stelle des Rosenstockes einnimmt. Sie findet sich in Folge dessen nicht bei älteren männlichen Thieren, sondern nur bei weiblichen und den jüngeren männlichen Individuen. Sobald sich bei letzteren die Rosenstöcke ausbilden, schwinden die Falten. Den Namen »Brunftfalte« hat NITSCHKE desshalb gewählt, weil das Gebilde mit der Brunftfeige der Gemse einige Ähnlichkeit hat, besonders weil es während der Brunstzeit geringgradig anschwillt, ähnlich wie bei der Gemse, jedoch bei Weitem nicht in dem Grade. NITSCHKE fand die Falten bereits deutlich als eingedrückte, halbmondförmige Vertiefungen bei jedem älteren Rothwildembryo und auch bei Damwildembryonen, während es ihm nicht gelang sowohl bei Rehwildembryonen als auch bei älteren Rehen das Gebilde zu entdecken. Er beschreibt außerdem, dass er die Falte bei einem älteren weiblichen *Wapiti* deutlich ausgeprägt gefunden hat.

Über den makroskopischen Befund der Falte theilt NITSCHKE mit, dass die Lage derselben durch Haarwirbel deutlich charakterisirt ist, und dass sie sich an der betreffenden Stelle, besonders im Sommer bei weniger dichtem und starken Haarkleid deutlich knorpelig durchfühlen lässt. Nach dem Abscheren der Haare finden sich jederseits zwei ca. 15 mm lange, quer von vorn und außen nach hinten und innen gerichtete Falten vor, von denen die vordere stärker ist als die hintere. An ihrer Oberfläche lässt sich kein Sekret bemerken, auch nicht zur Brunstzeit.

In einigen zur schnellen Orientirung angefertigten mikroskopischen Präparaten sah NITSCHKE eine Verdickung des Unterhautzellgewebes und der Lederhaut, eine Häufung von Schweiß- und Talgdrüsen und einen ziemlichen Nervenreichthum.

Ich wurde nun durch Herrn Prof. NITSCHKE veranlasst, eine weitere, vor Allem die mikroskopischen Verhältnisse der Brunftfalte mehr berücksichtigende Bearbeitung vorzunehmen. Ehe ich jedoch die Ergebnisse dieser mikroskopischen Untersuchung anführe, will

ich vorerst noch Einiges über das Vorkommen und den makroskopischen Bau des Gebildes mittheilen.

Bezüglich des Vorkommens der Brunftfalten bei unseren drei Hirscharten schließe ich mich den Ausführungen NITSCHÉ's an. Ich fand das Organ bei allen weiblichen Vertretern von *Cervus elaphus* und auch bei den männlichen, so lange sie noch keine Rosenstöcke besitzen. Außerdem sah ich es aber auch beim erwachsenen weiblichen Damhirsch an derselben Stelle wie beim Hirsch und beim weiblichen Muntjak; beim Reh und beim Spießhirsch konnte ich es in keinem Falle auffinden. Auch beim weiblichen *Axis*-Hirsch kommt die Falte vor. Sie wurde bei diesem ebenfalls von NITSCHÉ gefunden, der mir dieselbe zur weiteren Bearbeitung überwies.

Eigenthümlich ist das Verhalten des *Cariacus campestris*, der jederseits an der Stelle, wo wir bei anderen weiblichen Hirschen die Brunftfalte finden, einen weiß gefärbten Haarwirbel von 1 cm Länge und $\frac{1}{2}$ cm Breite besitzt. Die einzelnen Haare dieser Stelle unterscheiden sich jedoch nur durch die weiße Farbe von denen der dunkelbraun gefärbten Umgebung. Eine Verdickung resp. Faltenbildung ist keineswegs nachzuweisen. Auch im mikroskopischen Bilde gleicht diese Stelle vollständig der umgebenden Haut.

Makroskopische Besichtigung.

(Fig. 10 und 11.)

Bei älteren weiblichen Thieren (*Cervus elaphus*) finden wir beiderseits an der oben bezeichneten Stelle einen deutlichen Haarwirbel, der sich jedoch in seiner Färbung nicht von der der Umgebung unterscheidet. In diesem Haarwirbel fühlt man, wenn derselbe nicht allzustark ist, eine harte Hautfalte durch, die sich nach dem Abscheren der Haare deutlich in der oben angegebenen Richtung präsentirt. Sie hebt sich gut von der Umgebung ab, da sie erheblich dicker ist als diese und die Haut an der Übergangsstelle zur Falte eingesenkt erscheint. Die Falte ist gleichmäßig mit Haaren besetzt, die sich in Bezug auf Dichtigkeit und Massigkeit nicht von denen der Umgebung unterscheiden und die nicht durch ein Sekret, wie etwa bei den Haarbürsten an den Hinterschenkeln verklebt sind. Auch die Oberfläche ist vollständig trocken. Ich fand das Gebilde bei großen Thieren bis zu einer Länge von 2 cm und einer Breite von 1 cm vor, bei kleineren ist es entsprechend kleiner. Meistentheils ist die Falte durch eine in der Mitte verlaufende, mehr oder weniger starke Vertiefung in zwei Abschnitte getheilt, von denen der

vordere stets höher ist als der hintere. Sehr oft findet man aber auch eine unabgetheilte oder aber eine durch zwei (drei) Vertiefungen in drei (vier) Abschnitte getheilte Falte vor. Nach den beiden Längsseiten zu fällt die Falte steiler ab, als nach ihrem vorderen und hinteren Ende zu. Schneidet man nun das Gebilde nach dem Ablösen der Haut von der Unterlage quer durch, so tritt uns die Verdickung gegenüber der Umgebung deutlich entgegen. Bei der oben erwähnten größten Falte fand ich den vorderen, höheren Abschnitt in der Mitte der Falte 6 mm dick, den hinteren 3 mm, den Querschnitt der gewöhnlichen Haut hingegen nur 1,5 mm dick. Nach den beiden Enden zu verringert sich die Dicke des Querschnittes um ein Geringes. Makroskopisch sichtbare Drüsenhäufungen, die sich, wie wir bei den Laufbürsten sahen, durch kleine gelbliche Körnchen erkennen lassen, bemerken wir auf dem Querschnitte der Brunftfalte nicht.

Bei jüngeren Individuen finden wir nun genau dieselben, nur in der Größe abweichenden Verhältnisse und zwar sowohl beim männlichen wie beim weiblichen Thiere.

Beim Dam sah ich die Falte in derselben Richtung verlaufen und an der bekannten Stelle (im vorliegenden Falle vom oberen Augenwinkel aus in der Richtung nach hinten und innen gelegen, ca. 5 cm von diesem und 3 cm von der Mittellinie entfernt). Auch sie ist von einem Haarbüschel überdeckt, der keine abweichende Färbung zeigt, und besitzt meist eine Länge von ungefähr 1 cm und eine Breite von 0,5 cm. Eine Vertiefung auf der Höhe der Falte habe ich nicht finden können, dieselbe war immer einheitlich. Ihr Querschnitt misst in der Mitte 5 mm, die Haut der Umgebung nur 2 mm. Drüsenhäufungen sind nicht zu erkennen.

Auch die Brunftfalte des *Axis*-Hirsches zeigt in ihrem Bau keine besonderen Abweichungen, sondern hat das ähnliche Aussehen wie bei den eben besprochenen zwei Hirschen. Die Falte ist in der Hauptsache einheitlich, nur ihren hinteren Theil fand ich von einer seichten Vertiefung durchzogen, die sich nach vorn zu allmählich verliert. Die Länge der Falte beträgt nahezu 15 mm, ihre Breite 7 mm. Der Querschnitt der gewöhnlichen Haut misst 1 mm, der Querschnitt der Falte in der größten Dicke 4 mm. Drüsenhäufungen sind ebenfalls nicht zu bemerken.

Beim Muntjak ist der Haarwirbel über der Falte undeutlich ausgeprägt, im Übrigen aber finden wir genau dieselben Verhältnisse wie beim *Axis*-Hirsch. Die Länge der Falte beträgt (erwachsenes, weibliches Thier) 10 mm, ihre Breite 6 mm und ihre Höhe 4 mm.

Mikroskopische Besichtigung.

(Fig. 4.)

Ich bespreche zunächst das mikroskopische Bild der Hautverdickung beim älteren weiblichen *Cervus elaphus*. Ehe ich auf die Eigenthümlichkeiten der einzelnen Schichten in dieser Verdickung näher eingehe, will ich vorerst erwähnen, dass man auf geeigneten Querschnitten ohne Weiteres erkennt, dass thatsächlich in jedem Falle die Volumenzunahme an der betreffenden Stelle auf einer Faltenbildung der Haut beruht. In den Bereich dieser Falte sind alle drei Schichten der Cutis gezogen, und zwar so, dass die von beiden Seiten kommenden Hautabschnitte in der Mitte der Falte mit der Subcutis zusammenstoßen und in einander übergehen, ohne einen Zwischenraum zu lassen.

Die Hautschichten in der Falte bieten nun gegenüber denen in der angrenzenden Haut gewisse Unterschiede. Zunächst fällt die Epidermis durch eine ziemliche Verbreiterung beider Schichten auf. Die in den tieferen Abschnitten der Keimschicht liegenden großen Zellen zeigen bisweilen eine starke Einlagerung von Pigmentkörnchen und besitzen stets große und bläschenförmige Kerne, die sich sehr deutlich mit Hämatoxylin färben. In den oberflächlich gelegenen Schichten werden die Kerne kleiner und büßen ihre gute Färbbarkeit mehr oder weniger ein. Ihre Gestalt ist nicht mehr bläschenförmig, sondern vielfach zackig und platt. Die Einlagerung von Pigmentkörnern ist an ihnen weniger auffällig. Die Hornschicht ist ebenfalls sehr dick und weist viele über einander liegende verhornte und strukturelose Schichten auf, in denen wir zum Theil auch noch kleinste Pigmentkörnchen nachweisen können.

Das Corium ist in der Falte ebenfalls verbreitert und besitzt einen gut entwickelten Papillarkörper mit unverästelten, nicht besonders hohen Papillen. Die Muskulatur tritt in derselben in Form feiner und schmäler Züge auf, die gegenüber denen der umgebenden Haut nicht vermehrt sind (Fig. 4 *m*). Sie verlaufen alle entlang der Haarbälge und umgeben zum Theil auch die Haarbalgdrüsen (Fig. 4 *a*). Die elastischen Fasern zeigen dasselbe Verhalten wie in der Umgebung, sie finden sich als vereinzelte feine Züge nur in den höher gelegenen Abschnitten der Haut. Die Haarbälge (Fig. 4 *t*), die in ihrem Bau keine Abweichungen zeigen, reichen weit in die Tiefe. Man erkennt daran deutlich, dass das Corium sich thatsächlich verbreitert hat. Diese Verbreiterung wird durch stärkere Entwicklung

von Bindegewebe in der Falte bedingt, außerdem aber durch eine Vermehrung der acinösen Drüsen, die jedoch unerheblich ist und bei Weitem nicht in dem Grade stattgefunden hat wie beispielsweise in der Haut der vorher besprochenen Haarbürsten, wo wir große Drüsenlager voranden. Am stärksten finden wir die Vermehrung derselben meist in dem oberen Abschnitte der Falte. Jede in der Nähe eines Haarbalges liegende und in diesen einmündende acinöse Drüse besteht aus einem verhältnismäßig kleinen, unverästelten Bläschen von runder oder ovaler Gestalt, das im Inneren eine Anzahl großer Epithelzellen beherbergt, die nach der Mitte des Bläschens zu allmählich den bekannten Zerfall mit der Ablagerung von Fetttröpfchen erkennen lassen. Dieser Zerfall lässt sich an allen acinösen Drüsen sehr gut nachweisen und ist ziemlich hochgradig. Wir können die Drüsen auch hier als Talgdrüsen bezeichnen. Die Begrenzung der Acini wird von einer von der äußeren Haarwurzelscheide abstammenden Zellschicht und einer bindegewebigen Adventitia mit einer *Membrana propria* gebildet. Diese Wand setzt sich auf den kurzen, in einen Haarbalg ausmündenden Ausführungsgang fort. Der Bau der in der Umgebung der Falte liegenden acinösen Drüsen ist der gleiche, nur sind die einzelnen Bläschen meist nicht so groß und nicht in derselben Anzahl vorhanden wie in der Falte.

Die tubulösen Drüsen (Fig. 4 *t*) jedoch, die tiefer, in der Umgebung der Haarwurzeln liegen, sind in der Falte nicht gehäuft, sie finden sich vielmehr in derselben Ausdehnung und Anzahl vor wie in den angrenzenden Hautpartien.

Die einzelnen durchschnittenen Tubuli haben, je nachdem sie im Schnitt getroffen sind, runde oder ovale Gestalt und verlaufen meist geringgradig geschlängelt. Sie sind durch Bindegewebe getrennt und ziemlich weit von einander entfernt. Auch in ihrem feineren Bau bieten sie keine Besonderheiten, sondern gleichen vollständig den tubulösen Drüsen der Umgebung. Der Epithelbelag ist einschichtig und cylindrisch, im Lumen finden sich oft krümelige Massen, die keine Reaktion auf Fett geben, sondern nur Reste vom Sekret, dem Schweiß, darstellen. Die Wand besteht aus einer dünnen, bindegewebigen Adventitia mit einer *Membrana propria* und einer gut entwickelten glatten Muskelschicht zwischen letzterer und dem Epithelbelage. Diese Muskellage fehlt den Ausführungsgängen (Fig. 4 *e*) der Schweißdrüsen, deren Wand sonst die gleiche ist wie die der Sekretionsschläuche. Der Epithelbelag der Exkretionsgänge ist zunächst kubisch und einschichtig, im weiteren Verlauf der Kanäle wird er

platt und mehrschichtig. Die Gänge verlaufen nach der Oberfläche und münden dort aus.

Die Subcutis ist gut entwickelt, aber nicht stärker als in der Umgebung. Sie erscheint in der Falte nur deshalb breiter, weil, wie ich oben bereits erwähnte, ihre oberflächlichen Lagen, die äußerst viel Nerven und auch Blutgefäße in ziemlicher Anzahl besitzen, von beiden Seiten her in der Falte sich zusammenlegen und in einander übergehen. Die tieferen Lagen, die reich an Fettgewebe sind, ziehen sich nicht in die Falte hinein (s. Fig. 4).

Die Brunnftalten bei jüngeren Thieren zeigen im Allgemeinen dasselbe mikroskopische Verhalten wie die der älteren weiblichen Hirsche. Die Faltenbildung erstreckt sich ebenfalls auf alle drei Schichten der Haut. Die Epidermis und das Corium sind verbreitert, die acinösen Drüsen in den höheren Abschnitten gegenüber der Umgebung geringgradig, meist aber noch unbedeutender als bei älteren Thieren vergrößert und vermehrt. Bisweilen — ich beobachtete dies besonders bei jugendlichen männlichen Hirschen — fehlt die Vermehrung der acinösen Drüsen jedoch gänzlich, so dass dieselben in Bezug auf Größe und Menge sich genau so verhalten, wie die der Umgebung. Unter dem Mikroskope kennzeichnet sich die betreffende Stelle dann lediglich durch die Bildung der Hautfalte und durch deren verbreiterte Oberhaut und geringgradig verdickte Lederhaut.

Bei *Cervus dama*, *Cervus axis* und *Cervulus muntjac* wird die Hautverdickung ebenfalls durch eine Faltenbildung der Epidermis, des Corium und der Subcutis hervorgerufen, und die der Haut der Falte charakteristischen Eigenthümlichkeiten, die ich oben besprochen habe, können wir auch hier konstatiren. Genau wie bei *Cervus elaphus* ist die Epidermis und das Corium erheblich verbreitert, die Talgdrüsen sind geringgradig gehäuft und die Nerven in der Subcutis reichlich vorhanden. In Bezug auf die anderen Bildungen in der Haut der Falte, die Muskulatur, Haarbälge, elastischen Fasern und Schweißdrüsen lässt sich kein Unterschied gegenüber der Umgebung nachweisen.

Beim Dam ist die Muskulatur wenig entwickelt, eben so sind sehr wenig tubulöse Drüsen vorhanden. Sie zeigen in ihrem feineren Bau genau wie die acinösen Drüsen dasselbe mikroskopische Verhalten wie die entsprechenden Bildungen beim Hirsch.

Beim *Axis*-Hirsch finden wir ebenfalls nur sehr feine Züge von Muskulatur im Corium, hingegen sind hier die Schweißdrüsen und zwar sowohl im Corium der Falte als auch in dem der Umgebung

gleichmäßig besser entwickelt als bei den beiden vorher besprochenen Thieren. In ihrem feineren Bau zeigen sie, wie alle übrigen Gebilde der fraglichen Hautpartie, keine Abweichungen von der Norm.

Die Brunftfalte des Muntjak gleicht namentlich in Bezug auf die Entwicklung der Schweißdrüsen derjenigen des Hirsches. Sie unterscheidet sich von dieser nur dadurch, dass ihr die glatten Muskelzüge fast vollständig fehlen. Im Übrigen sind an ihr keine Besonderheiten nachzuweisen.

Vergleichende Untersuchungen anscheinend ähnlicher Bildungen.

Ehe ich die Beschreibung der Brunftfalte abschließe, möchte ich noch auf einen Punkt zurückkommen, den NITSCHKE in seiner Beschreibung dieses Gebildes berührt. Er erwähnt, dass das einzige Organ, mit dem er die Brunftfalte der Hirsche in morphologischer Hinsicht vergleichen könne, die Brunftfeige der Gemse sei. That-sächlich finden wir bei makroskopischer Besichtigung (Figg. 10 und 11) nach dem Abscheren der Haare eine große Ähnlichkeit in der Form der beiden Bildungen, namentlich wenn wir die Brunftfalte mit der Brunftfeige eines nicht brünstigen Thieres vergleichen. Wie gesagt kann der Vergleich nur ein morphologischer sein, denn die physiologische Bedeutung beider Organe muss wohl schon desshalb eine verschiedene sein, weil das Vorkommen derselben bei den beiden Geschlechtern des Hirsches und der Gemse verschieden ist. Die Verhältnisse beim Hirsch, die ich oben beschrieben habe, finden wir bei der Gemse nicht wieder, denn die Brunftfeige kommt beiden Geschlechtern gleichmäßig zu (mündliche Mittheilung von NITSCHKE). Bei nicht brünstigen Gemen tritt, wie VON HESSLING (12, p. 265) mittheilt, die Brunftfeige unmittelbar hinter den »Krickeln« in Form zweier schmaler, seichter Vertiefungen in der Haut auf, die von innen nach außen (also umgekehrt wie die Brunftfalten) verlaufen und deutlich hervortretende Hautverdickungen abgrenzen. Zur Brunstzeit schwellen diese Hautfalten stark an und heben sich als pralle Wülste von der Umgebung ab. Ihre Oberfläche ist dann mit einer klebrigen, fettigen, gelbbraunen Schmiere bedeckt. Auf dem Querschnitt präsentiren sich die Brunftfeigen deutlich als Ausstülpungen der Haut (Fig. 13).

Trotzdem sich nun die Brunftfeigen durch ihre Richtung und Lage (sie liegen mehr nach hinten, und die beiden Gebilde jeder

Seite näher an einander) von den Brunftfalten wesentlich unterscheiden, haben sie doch als Faltungen der Haut in ihrem Aussehen viel Ähnlichkeit mit einander (vgl. auch Figg. 10 und 12). Es fragt sich nun, ob im mikroskopischen Verhalten eine Übereinstimmung beider Bildungen besteht, vor Allem ob wir eine Übereinstimmung zwischen der Brunftfalte und der Brunftfeige einer nicht brünstigen Gemse finden, da sich diese ja makroskopisch am meisten gleichen.

Die Brunftfeige ist, so viel ich aus der Litteratur ersehen konnte, außer von GRAFF (11), auf dessen Untersuchungsergebnis ich später zurückkomme, nur von VON HESSLING (12, p. 265) mikroskopisch untersucht worden. VON HESSLING schreibt anscheinend über die Brunftfeige eines brünstigen Thieres Folgendes: Die Größenzunahme des Gebildes kommt durch eine Vergrößerung der Talgdrüsen zu Stande. Jede einzelne Drüse besteht dann aus einer Anzahl polygonaler Lappchen, die im Inneren in mehrere kleine Abtheilungen zerfallen und eine sehr starke Bindegewebshülle besitzen. Die Drüsenepithelien sind in der Peripherie spindelförmig und besitzen einen feinkörnigen Inhalt und einen Kern. Nach der Mitte zu werden die Epithelien rundlich, kleiner, polygonal und sind mit kleinen, glänzenden Fetttröpfchen gefüllt. Im Centrum bersten die Zellen und ihr Sekret wird von dort nach den Ausführungsgängen gebracht, die in die Haarbälge ausmünden. Zur Zeit der größten Ausdehnung drängen die Lappchen das Gewebe der Lederhaut so aus einander, dass sie nach oben bis zum Rete Malpighi, nach unten bis in die Subcutis reichen. Die Haarbälge sind dann von allen Seiten von Talgdrüsen umgeben. Schweißdrüsen, die nach v. HESSLING in der Gmsdecke überhaupt nicht vorkommen sollen, fehlen auch hier vollständig.

Wie ich erwähnte, ist aus der HESSLING'schen Arbeit zu entnehmen, dass er aller Wahrscheinlichkeit nach die Brunftfeige eines brünstigen Thieres untersuchte. Mir erscheint es nun aber angebracht, nicht nur diese, sondern vor Allem auch die eines nicht brünstigen Thieres in mikroskopischer Hinsicht mit der Brunftfalte zu vergleichen. Ich bringe desshalb und ferner auch aus dem Grunde, weil GRAFF (11, p. 21) die Drüsen der Brunftfeige nicht für Talgdrüsen, sondern für Schleimdrüsen erklärt hat, und der Vergleich beider Bildungen dann ohne Weiteres hinfällig würde, im Folgenden kurz die Untersuchungsergebnisse mehrerer von mir untersuchten Brunftfeigen der Gmsen.

Bezüglich der Brunftfeigen nicht brünstiger Thiere (Fig. 5) ist zunächst zu konstatiren, dass die Verdickung der Haut nicht wie in

der Brunftfalte durch eine Faltenbildung sämtlicher drei Schichten zu Stande kommt, sondern dass wir es hauptsächlich mit einer Volumenzunahme der Lederhaut zu thun haben, die besonders durch eine kolossale Vermehrung der acinösen Drüsen verursacht wird. Die Epidermis ist nicht verbreitert, sie zeigt in ihren beiden Schichten den normalen Bau. Im Corium verlaufen feine, glatte Muskelzüge, besonders in der Umgebung der Haarbälge bis nahe zur Oberfläche (Fig. 5 *m*). Das Bindegewebe tritt in Folge der Drüsenhäufung in den Hintergrund, nur in denjenigen Abschnitten der Brunftfeige, wo die Verdickung am stärksten ist, sehen wir in den tieferen Lagen das Bindegewebe stärker entwickelt und mit einer ziemlichen Menge quergestreifter, parallel zur Oberfläche verlaufender Muskelfasern durchsetzt, die anscheinend von den tiefer gelegenen Hautmuskeln aus in die Subcutis und das Corium ausstrahlen (Fig. 5 *qu*). An diesen Stellen erscheint auch die sonst keine Abweichungen zeigende Subcutis in geringem Maße verstärkt. Elastische Fasern finden sich nur in sehr geringer Menge in den oberflächlichen Theilen des Corium, wo das Bindegewebe übrigens in dünner Schicht zusammenhängend erscheint. Der Papillarkörper ist nicht besonders gut entwickelt. Die Haarbälge reichen sehr tief (Fig. 5 *z*) in die Lederhaut, bisweilen sogar bis in die Subcutis hinein, ihre Wand ist sehr breit und ihr Lumen weit. Bedeutende Veränderungen finden wir nun an den acinösen Drüsen (Fig. 5 *a*). Dieselben sind ganz enorm vermehrt und die einzelnen Drüsenbläschen stark vergrößert und verästelt. Sie bilden ein fast zusammenhängendes, nur durch Haarbälge und schmale Bindegewebszüge getrenntes Drüsenlager, das den größten Theil der Haut einnimmt. Die einzelnen Acini sind mit Epithelien ausgefüllt, von denen die der Wand anliegenden niedrig und klein sind, während sie nach dem Centrum zu größer werden, polygonale Gestalt annehmen und einen allmählich zunehmenden Zerfall des Protoplasmas mit Ablagerung von Fetttröpfchen erkennen lassen. Wir finden also auch hier denselben typischen Bau, wie bei den acinösen Drüsen in den vorher besprochenen Hautabschnitten. In keinem Falle habe ich eine Reaktion auf Schleim in diesen Drüsen konstatiren können. Dieselben sind also keine Schleimdrüsen, sondern sie stellen vergrößerte Talgdrüsen dar, wofür sie ja auch bereits von VON HESSLING (12, p. 269) angesehen wurden. Die Wand der Acini zeigt den von früher her bekannten Bau und setzt sich auf die Ausführungsgänge fort, die sämtlich in die Haarbälge einmünden. In den tieferen Abschnitten des Corium fand ich entgegen der An-

gabe VON HESSLING's auch Schweißdrüsen in geringer Anzahl vor. Sie bieten in ihrem Bau nichts Besonderes. Ich will noch hinzufügen, dass die Brunftfeige zur Zeit der Brunst in so fern ein verändertes Bild darbietet, als ihre acinösen Drüsen noch ganz bedeutend an Ausdehnung gewonnen haben. Es wird dies wahrscheinlich dadurch bedingt, dass die Epithelien vom Rande der Drüsenbläschen her sich mit dem Eintreten der Brunst stärker vermehren, so dass dadurch die einzelnen Acini stark ausgedehnt werden. Das ganze Gebilde wird in Folge dessen erheblich an Umfang zunehmen müssen. Diese Größenzunahme macht sich äußerlich durch ein stärkeres Hervortreten über die Oberfläche und durch ein Übereinanderlegen verschiedener Hautpartien bemerklich. Es kommt damit auch zu einer Faltenbildung, die sich jedoch nicht mit der bei der Brunftfalte vergleichen lässt, da sie hier lediglich dadurch bedingt wird, dass die durch die Drüsenhäufung sich verdickende Hautpartie sich Platz zu schaffen sucht. Die einzelnen Haarbälge sind dann weit von einander entfernt, der Papillarkörper ist stark abgeflacht und die Drüsen sind nur durch schmale Bindegewebszüge, die vereinzelte glatte Muskelfasern enthalten, getrennt. Sie reichen jedoch nicht, wie VON HESSLING meint, bis zum Rete Malpighi, sondern es bleibt zwischen beiden eine schmale Bindegewebschicht bestehen.

Die Talgdrüsen und ihre Ausführungsgänge, die in die Haarbälge münden, besitzen den bekannten Bau, nur zeigen die Epithelien bisweilen außerordentlich hochgradige Zerfallerscheinungen, die wahrscheinlich gegen Ende der Brunst am stärksten sind.

Nach diesen Ausführungen erkennen wir deutlich, dass im mikroskopischen Verhalten der Brunftfeige und Brunftfalte so große Unterschiede bestehen, dass wir sie nicht als gleichartige Bildungen ansehen können. Die einzige Übereinstimmung zwischen beiden finden wir darin, dass ihre Talgdrüsen gegenüber denen der Haut der Umgebung, allerdings nicht in gleichem Maße, vermehrt sind. Eine Verbreiterung der Epidermis und eine Volumenzunahme des Corium durch Bindegewebe finden wir in der Brunftfeige nicht, und auch die Faltenbildung in der Brunftfeige brünstiger Thiere ist nicht mit der der Brunftfalte zu vergleichen.

Herr Prof. NITSCHKE gab mir die Anregung, auch bei den Cavi-corniern unter unseren Hausthieren auf ähnliche Verdickungen der Haut zu achten.

Beim Rind und Schaf fand ich keine derartige Bildung vor, bei der Ziege entdeckte ich jedoch hinter den Hörnern eine deutliche

Verdickung der Haut, die überdies bereits früher von EICHHORN (mündliche Mittheilung) gesehen worden ist.

Bei der männlichen und weiblichen Ziege verläuft jederseits einige Millimeter hinter dem Horn an dessen innerer Seite eine ca. 2 bis 3 cm lange seichte Hautvertiefung von vorn und innen nach hinten und außen, parallel dem Hornrand. Diese stellt die vordere Begrenzung eines ca. 2—3 cm langen und 1 cm breiten Hautwulstes dar, welcher nur ganz spärlich mit Haaren besetzt und auf seiner Oberfläche mit einem zähen, gelbgrauen Sekret bedeckt ist. Die hintere Begrenzung bildet ebenfalls eine seichte Vertiefung. Oral- und caudalwärts ist die Verdickung scharf abgesetzt, während sie nach den beiden Schmalseiten zu allmählich die Dicke der umgebenden Haut annimmt. Etwa in der Mitte der Verdickung verläuft bisweilen noch eine dritte Vertiefung meist im spitzen Winkel zu den Grenzvertiefungen, wodurch dann zwei Abschnitte entstehen. Nach dem Ablösen der Haut fühlt man die Verdickung deutlich durch. Ihr Querschnitt misst etwa 0,5 cm im Gegensatz zur Haut der Umgebung, die gewöhnlich nur halb so dick ist. Auf der Schnittfläche tritt eine große Anzahl kleiner, gelber Körnchen (Drüsen) deutlich hervor. Ein stärkeres Anschwellen zur Brunstzeit habe ich nicht beobachten können.

Aus dieser Beschreibung geht hervor, dass wir bei einer Gegenüberstellung dieser eigenthümlichen Hautverdickung am Kopf der Ziege und der Brunftfalte der Hirsche, außer der veränderten Lage bereits makroskopisch Unterschiede konstatiren können, abgesehen auch von dem verschiedenartigen Vorkommen bei den Geschlechtern beider Thiere. Es fehlt hier einmal der für die Brunftfalte charakteristische Haarwirbel, ferner ist die Richtung der Hautverdickung eine andere, und endlich bietet das verschiedene Hervortreten von Drüsen bei makroskopischer Besichtigung einen Unterschied.

Der mikroskopische Befund lässt nun noch deutlicher die Verschiedenheit beider Bildungen erkennen (Fig. 6). Wir sehen, dass die Verdickung in der Hauptsache auf einer Volumenzunahme des Corium beruht, die durch eine starke Vermehrung acinöser Drüsen (Fig. 6 a) bedingt wird. Eine Faltenbildung, wie in der Brunftfalte der Hirsche, ist nicht vorhanden. Die Epidermis verhält sich wie die der Umgebung. Weder die Hornschicht, noch die Keimschicht zeigt Abweichungen im Bau. Die Subcutis ist nicht verbreitert; wir finden jedoch in ihr ziemlich viel quergestreifte Muskelfasern. Das Bindegewebe des Corium ist gut entwickelt, und ziemlich breite Züge

desselben trennen mehrere um einen Haarbalg gelegene Drüsenbläschen von anderen derartigen Drüsenkomplexen ab. Die Haarbälge reichen auch hier tief in das Corium hinein. Der Papillarkörper ist verhältnismäßig gut entwickelt. Glatte Muskulatur findet sich nur ganz vereinzelt vor, und auch die elastischen Fasern sind nicht besonders entwickelt. Die acinösen Drüsen sind zahlreicher und größer als in der Umgebung und liegen in mehreren Schichten übereinander. Sie sind hier nicht einfach acinös, sondern sie erscheinen mehrfach verästelt. Ihr feinerer Bau zeigt keine Besonderheiten. Der Zerfall der Epithelien und die Ablagerung von Fett ist rapid und hochgradig. Mehrere Drüsenbläschen vereinigen sich zu einem kurzen Ausführungsgange, der in einen Haarbalg einmündet. Die Schweißdrüsen sind wenig entwickelt und zeigen den bekannten Bau (Fig. 6 t).

Ein Vergleich dieses Gebildes mit der Brunftfalte der Hirsche in mikroskopischer Hinsicht lässt sich nach diesem Untersuchungsergebnis eben so wenig rechtfertigen als ein Vergleich der Brunftfeige mit der Brunftfalte, von dem ich vorher gesprochen habe. Die Brunftfalte steht also demnach als eine Bildung ganz eigenthümlicher Art da, die wir nur bei einigen Hirschen vorfinden.

Ich möchte nicht unerwähnt lassen, dass die oben angestellten Vergleiche eine Übereinstimmung der Brunftfeige mit der Hautverdickung hinter den Hörnern der Ziege ergeben haben, die sich besonders in einer durch Häufung acinöser Drüsen bedingten Volumenzunahme des Corium kund giebt. Ein kleiner Unterschied besteht nur in der Anordnung der Drüsen. In der Brunftfeige liegen sie mehr zusammenhängend, während sie in der Hautverdickung der Ziege durch breitere Bindegewebszüge zu Drüsenkomplexen abgetheilt sind, die in je einen Haarbalg einmünden. Ich glaube danach, beide als homologe Bildungen ansehen zu können, die nur verschiedengradige Entwicklung zeigen. Es scheint eine Abstufung in der Entwicklung des Gebildes bei den einzelnen Vertretern der Cavicornier zu bestehen, die schließlich zum vollständigen Fehlen (Rind, Schaf) führt.

Zusammenfassung.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Brunftfalte sind kurz folgende:

1) Eine genau die Stelle des Rosenstockes älterer männlicher Hirsche einnehmende, durch Haarwirbel deutlich gekennzeichnete Brunftfalte besitzen, wie NITSCHKE nachgewiesen hat, die weiblichen

und jüngeren männlichen Individuen von *Cervus elaphus* (incl. ältere Embryonen) und *Cervus canadensis* und Embryonen von *Cervus dama*, ferner nach meinen Untersuchungen auch ältere weibliche Individuen von *Cervus dama*, *Cervus axis* und *Cervulus muntjac*. Sie fehlt älteren männlichen Individuen der genannten Hirsche und dem *Capreolus caprea*.

2) Bei *Cariacus campestris* ist die Stelle der Brunftfalte anderer weiblicher Hirsche nur durch einen weiß gefärbten Haarfleck vertreten.

3) Die Brunftfalte besteht bei allen vorgenannten Hirschen aus einer Verdickung der Haut, die oft durch Vertiefungen in der Oberfläche in mehrere Abschnitte abgetheilt ist.

4) Drüsenhäufungen lassen sich makroskopisch auf dem Querschnitt der Brunftfalte nicht erkennen.

5) Die Hautverdickung in der Brunftfalte beruht auf einer Faltenbildung aller drei Schichten der Haut.

6) Die Haut in der Falte unterscheidet sich von der der Umgebung dadurch, dass 1) ihre Epidermis und ihr Corium verbreitert ist; 2) fast stets eine Vermehrung der acinösen (Talg-) Drüsen vorhanden ist, und 3) die Subcutis äußerst reich an Nerven ist.

7) Eine Vermehrung der tubulösen (Schweiß-) Drüsen ist in der Brunftfalte nicht vorhanden.

8) Die Vermehrung der acinösen Drüsen ist nicht hochgradig; bisweilen (in der Brunftfalte vieler jüngerer männlicher Individuen) fehlt sie vollständig.

9) Ein Vergleich der Brunftfalte mit der Brunftfeige der Gemse oder mit einer hinter den Hörnern der Ziege gelegenen, wahrscheinlich der Brunftfeige homologen Hautverdickung ist in histologischer Hinsicht nicht gerechtfertigt, da bei diesen beiden Bildungen die Hautverdickung fast nur durch eine kolossale Vermehrung acinöser (Talg-) Drüsen bedingt ist.

3. Die Kopffalten des *Cervulus muntjac*.

(Fig. 14 und Fig. 7.)

In der Kopfhaut des *Cervulus muntjac* sehen wir eigenthümliche Längsfalten, die ich in der mir zugängigen Litteratur verschiedentlich erwähnt gefunden habe (8, p. 51; 14, p. 202). Am ausführlichsten schreibt FITZINGER über dieses Gebilde. Er erwähnt Folgendes: In der Mitte zwischen den beiden Wurzeln der Rosenstöcke wird die Stirnhaut — und zwar bei beiden Geschlechtern — von zwei ziemlich

breiten, weichen und elastischen, zusammenziehbaren, kahlen Längsfalten durchzogen, die sich von der Stelle, wo sich die Rosenstöcke über den Scheitel erheben, bis auf den Nasenrücken vor die Augen hin erstrecken, durch ihre Zwischenräume drei stärker und dichter behaarte Längsrippen bilden und mit besonderen Drüsen ausgekleidet sind, welche eine eigenthümlich riechende, ölige Flüssigkeit absondern, von den Weibchen aber weniger als von den Männchen geöffnet werden (8, p. 51).

FITZINGER erwähnt die Falten nur bei der Besprechung des sundaischen Muntjak, nicht bei der des *Ratwa*, des weißfüßigen und des indischen Muntjak.

Makroskopische Besichtigung.

(Fig. 14.)

Ich erhielt aus der Tharandter Sammlung zwei von Herrn Dr. WUNDERLICH, Direktor des Zoologischen Gartens zu Köln, dieser geschenkte weibliche Exemplare (ein älteres und ein jüngeres) zur Untersuchung und möchte zunächst in Bezug auf die makroskopischen Verhältnisse noch Einiges hinzufügen. Bei beiden Thieren fand ich die Falten mehr oral gelegen, als es FITZINGER angiebt. Sie beginnen etwa an dem vorderen Ende des für den Muntjak charakteristischen schwarzen Haarfleckes, der von dem Rosenstock (Brunftfalte des Weibchens) aus nach vorn und innen gelegen ist, und ziehen sich von da in den unteren Abschnitten direkt in der Medianlinie zusammenstoßend auf dem Nasenrücken herab bis etwa zur Höhe der Thränengrube. Bei dem von mir untersuchten erwachsenen weiblichen Thiere betrug die Länge der Falten 4 cm, die größte Breite in der Mitte derselben 2 cm. An beiden Enden sind sie niedrig und schmal, erst nach der Mitte zu werden sie höher und breiter. Ich habe die Falten nicht einheitlich gefunden, sondern in beiden Fällen sah ich sie durch Vertiefungen, die in der Mitte längs verliefen, in je zwei Abschnitte abgetheilt, und zwar so, dass der jederseits nach innen gelegene Abschnitt höher war, als der äußere. Auf dem Querschnitt der verschiedenen Partien (beim erwachsenen weiblichen Thier) finden wir folgende Maße: Der innere Abschnitt der Falte misst 6 mm, der äußere 4 mm im Gegensatz zur Haut der Umgebung, die nur 2 mm dick ist. Die Falten verlaufen nicht parallel der Medianlinie, sondern beide geringgradig von oben und außen nach unten und innen, so dass sie nur, wie ich oben schon erwähnte, in ihren unteren Abschnitten bis zur Medianlinie reichen.

Die Haare besitzen an den betreffenden Stellen dieselbe schwarzbraune Färbung, wie in der Umgebung, sie stehen jedoch, besonders in den lateralen Abschnitten dünner, so dass man dort deutlich die graue Hautoberfläche durchschimmern sieht. An der Innenfläche der Hautfalte ist nichts Abweichendes zu konstatiren. Auf dem Querschnitt treten sehr kleine, feine, gelbliche Körnchen, die auf dem Querschnitt der Haut der Umgebung fehlen, in ziemlicher Anzahl hervor.

Bei der Besichtigung des Schädels dieser Thiere findet man, dass die sich sehr weit oralwärts erstreckenden Stirnbeine je eine deutliche Vertiefung besitzen, in welcher je eine der eben besprochenen Längsfalten ihre Lage hat, und die daher auch genau dieselbe konvergirende Richtung und dieselben Längen- und Breitenverhältnisse aufweisen, wie die in denselben liegenden Gebilde. Sie enden an der Grenze der Stirn- und Nasenbeine. Die seitliche Begrenzung der Vertiefungen bildet eine beim weiblichen Thiere nicht sehr hohe Leiste des Stirnbeins, die beim männlichen Thiere, wie ich an Schädeln aus der Tharandter Sammlung konstatiren konnte, jedoch viel deutlicher hervortritt und bei diesem die geradlinige Fortsetzung einer auf der Mitte der dorsalen Seite des Geweihzapfens sich findenden Leiste darstellt. Beim Weibchen (besonders beim jugendlichen) tritt diese Leiste, wie gesagt, nur wenig hervor und daher ist die Vertiefung auch bedeutend seichter als beim Männchen.

Leider hatte ich keine Gelegenheit, Kopffalten vom männlichen Thiere zu untersuchen, die augenscheinlich, nach den stärker ausgeprägten Vertiefungen im Stirnbein zu urtheilen, stärker entwickelt sind als beim Weibchen.

Mikroskopische Besichtigung.

(Fig. 7.)

Die mikroskopische Untersuchung der Kopffalten, die bis jetzt noch nicht vorgenommen worden ist, zeigt uns, dass wir das Gebilde streng genommen nicht als Falte bezeichnen können, da wir es nicht, wie etwa bei der Brunftfalte, mit einer Faltung aller drei Hautschichten zu thun haben, sondern die Verdickung hauptsächlich (wie in der Brunftfeige) durch eine Volumenzunahme des Corium bedingt wird. Da aber das Gebilde im makroskopischen Aussehen einer Hautfalte ähnelt, ist man wohl berechtigt, den Namen beizubehalten. Die einzelnen drei Schichten in der Kopffalte des Muntjak zeigen folgendes Verhalten. Die Epidermis ist gegenüber der Umgebung nicht ver-

diekt mit Ausnahme desjenigen Abschnittes, der an der Übergangsstelle des lateralen Theiles zum medialen Theil der Falte gelegen ist, und dessen Keimschicht etwas stärker erscheint. Im feineren Bau zeigt die Oberhaut sonst in beiden Schichten die gleichen Verhältnisse wie in der Nachbarschaft. Die Hornschicht ist niedrig und besteht aus einigen Lagen abgeflachter, strukturloser Zellen. In den Zellen der Keimschicht sind ziemlich viel Pigmentkörnchen eingelagert, ihre Kerne sind in den unteren Lagen groß und bläschenförmig, die oberflächlich gelegenen hingegen platten sich allmählich ab.

Die schon oben erwähnte Verbreiterung des Corium kommt durch eine starke Vermehrung des Bindegewebes zu Stande. Diese Bindegewebsverdickung ist besonders erheblich in dem inneren und höheren Abschnitte der Falte (s. makroskopische Beschreibung). Glatte Muskulatur findet sich im Corium nur in der nächsten Umgebung der acinösen Drüsen und der Haarbälge, also in den oberflächlichen Schichten in Form sehr kleiner, schmaler Züge (Fig. 7 *m*), elastische Fasern habe ich nirgends nachweisen können. Hingegen stoßen wir besonders in den unteren Lagen des lateralen Abschnittes der Falte an verschiedenen Stellen auf stärkere quergestreifte Muskelfasern, die als Ausstrahlungen der tiefer liegenden Hautmuskeln anzusehen sind (Fig. 7 *qu*). Wir werden später sehen, dass auch die Subcutis quergestreifte Muskulatur in großer Menge enthält. Durch diese Einlagerung in die Subcutis und das Corium lässt sich sehr gut die von FITZINGER erwähnte Kontraktilität der Falten erklären. In der Haut der Umgebung fehlt die quergestreifte Muskulatur. Der Papillarkörper ist nicht gleichmäßig gut entwickelt. Er ist zum Theil, besonders in dem medialen Abschnitte, niedrig und breit, zum Theil ist er aber auch — mehr in den lateralen Abschnitten — ziemlich hoch und schmal. Die Haarbälge reichen in der Falte nicht tiefer in das Corium hinein und zeigen auch sonst denselben Bau und dieselben Größenverhältnisse, wie die der Umgebung (Fig. 7 *h*).

In gewissem Grade trägt zur Volumenzunahme des Corium in der Falte ferner eine Vermehrung der Drüsen bei. Wir finden sowohl eine Zunahme der oberflächlichen acinösen als auch ganz besonders der tiefer liegenden tubulösen Drüsen. Die acinösen Drüsen (Fig. 7 *a*) bilden zwar kein zusammenhängendes Lager, sie sind jedoch gegenüber der Umgebung erheblich vermehrt und vergrößert und stets zu mehreren Bläschen um einen Haarbalg gelagert. Am stärksten

finden wir die Vermehrung und Vergrößerung nach dem Centrum des äußeren Faltenabschnittes zu, weniger in dem inneren Faltenabschnitt. Besonders die Größenverhältnisse der Drüsen sind in beiden Abschnitten sehr verschieden. Wir sehen sie in dem äußeren Theile mindestens fünf bis sechsmal größer als im inneren. Der feinere Bau der Drüsen, die alle Talgdrüsen sind, ist derselbe wie bei den vorher besprochenen Talgdrüsen. Der Zerfall der Epithelien ist vor Allem in den stark vergrößerten Bläschen sehr augenfällig und hochgradig. Die Ausführungsgänge der Drüsen führen zu den Haarbälgen. Auch die tubulösen Drüsen (Fig. 7 t) weisen eine deutliche Vermehrung auf, die durchgängig sogar noch stärker ist als die der acinösen Drüsen. Während wir in der Umgebung der Falte nur wenige, einzeln liegende durchschnittene Tubuli finden, treten uns hier eine ganze Anzahl von Drüsenkomplexen entgegen, die durch zwischenliegendes Bindegewebe getrennt, mehr oder weniger weit von einander entfernt in den tieferen Abschnitten des Corium liegen. Wir finden sie ganz entsprechend den acinösen Drüsen ungleichmäßig gehäuft und zwar nur wenig in dem medialen, höheren Theile der Falte, deren Hauptmasse das Bindegewebe ausmacht, stark jedoch im lateralen Abschnitte. Dort besteht jeder Drüsenkomplex aus mehreren (zehn und mehr) durchschnittenen Sekretionsschläuchen von runder oder ovaler Gestalt. In ihrem feineren Bau lassen sich keine von den tubulösen Drüsen früher besprochener Hautabschnitte abweichende Verhältnisse finden, nur ist die glatte Muskulatur zwischen der Adventitia und dem einschichtigen Epithel ziemlich wenig entwickelt.

Die Subcutis erscheint stärker als in der Umgebung, da wir in ihr, wie ich oben schon erwähnte, sehr starke Züge quergestreifter Muskulatur eingelagert finden, die in der Hauptsache von der lateralen zur medialen Seite der Falte verlaufen. Einen besonderen Reichthum an Nerven und Gefäßen weist die Falte nicht auf.

Zusammenfassung.

Die Untersuchungsergebnisse über die Kopffalten des *Cervulus muntjac* lassen sich folgendermaßen kurz zusammenfassen:

1) Die Kopffalten des Muntjak sind zwei, auf ihrer Höhe durch je eine Vertiefung in je zwei Abschnitte getheilte Verdickungen der Kopfhaut, die auf dem Nasenrücken vom oralen Ende der für den Muntjak charakteristischen schwarzen Haarflecke an der Stirn bis

herab etwa zur Höhe der Thränengruben rechts und links von der Medianlinie konvergierend verlaufen und in entsprechenden Vertiefungen des Stirnbeins ihre Lage haben.

2) Auf dem Querschnitt der Kopffalten treten bereits bei makroskopischer Besichtigung kleine, gelbliche Körnchen als Ausdruck von Drüsenhäufungen auf.

3) Die Verdickung der Haut in der Kopffalte beruht nicht auf einer Faltenbildung der drei Hautschichten, sondern in der Hauptsache auf einer Volumenzunahme des Corium, weniger auf einer Volumenzunahme der Subcutis.

4) Die Volumenzunahme des Corium ist bedingt a) durch eine Vermehrung des Bindegewebes, die besonders im medialen Abschnitt der Falte hervortritt, b) durch eine Vermehrung und Vergrößerung der oberflächlich gelegenen acinösen (Talg-) Drüsen und der tiefer liegenden tubulösen (Schweiß-) Drüsen, die sich besonders im lateralen Abschnitt der Falte findet.

5) Die Umfangsvermehrung der Subcutis beruht auf einer starken Einlagerung von quergestreifter Muskulatur.

6) Nicht nur die Subcutis, sondern auch das Corium weist, allerdings in geringerem Grade, quergestreifte Muskulatur auf. (Hierdurch erklärt sich die starke Beweglichkeit der Falten.)

7) Elastische Fasern fehlen in den Kopffalten.

4. Das Drüsenlager am Wedel verschiedener Hirsche.

(Fig. 15.)

Unter der Haut des Schwanzes verschiedener Hirsche liegt ein merkwürdiges Gebilde, das bereits den alten Jägern bekannt war und von diesen wegen seiner eigenthümlichen Farbe und besonders auch desshalb, weil man bei den Hirschen keine Gallenblase fand, für den Sitz der Galle gehalten wurde. Bereits AGRICOLA (1, p. 231) erwähnt das Gebilde: »So melden die Authores, dass man den Schwantz dess Hirschen, welcher gegen anderen Thieren sehr kurtz ist als giftig und schädlich sol hinwegwerffen dann solcher ohne Lebensgefahr nicht möge genossen werden weil die Gall in solchem sey« und in den *Notabilia venatoris* (17, p. 9) finden wir folgende hierauf bezügliche Angabe: »Gleichwohl aber ist es mehr als zu gewiss, dass bey denen Hirschen oder Wildpreth als welche doch unter allen Thieren die gesundensten und dauerhaftigsten mit sind die Galle an dem Orthe nemlich inwendig an der Leber keineswegs zu finden ist da doch am allerersten bey dergleichen Thieren als welche ihre

Boßheit genugsam erweißen eine Galle zu vermuthen wäre: Jedoch weiln man bey allem roth Wildpreth nehmlich Hirschen und Thieren findet, dass die Blume (Schwantz) gantz Gallen grün aussiehet auch eines bittern Geschmacks ist die auch niemahls ein Hund frisset so halten erfahrene Jäger davor es habe der Hirsch selbige in der Blume.«

In der neueren Litteratur erwähnt vor Allem LEYDIG das Gebilde. Er schreibt hierüber in seiner Histologie (13, p. 88): »Die dicke, auf dem Durchschnitt kaffeebraune Drüsenlage, welche die Schwanzwirbelsäule des Hirsches rings umgiebt, kann nur auf entwickelte Schweißdrüsen bezogen werden. Die anscheinend traubig gelappten Drüsenblasen sind von zahlreichen Blutgefäßen umspinnen und ihre Sekretionszellen prall von einer fein granulären Substanz.« Dieser Angabe widerspricht PAGENSTECHER (18, p. 906), indem er meint, dass man die Drüsen nach der Natur ihrer Anordnung nicht zu den Schweißdrüsen rechnen könne. Er erwähnt noch, dass das Gebilde beim Edelhirsch die Strecke der acht letzten Wirbel einnimmt und dass es nach RAPP dem Reh, dem Dam und dem virginischen Hirsche fehlt. Schließlich berührt noch SOLGER (21, p. 176) das »Drüsenlager am Wedel des Hirsches«, das er mit der Häufung der Schweißdrüsen in der Laufbürste des Rehes, die er zuerst beschrieben hat, vergleicht.

Man erkennt also zur Götze aus diesen Angaben, dass die Natur der »Wedeldrüsen« bei Weitem nicht vollständig erkannt ist.

Makroskopischer Befund.

(Fig. 15.)

In Bezug auf das Vorkommen bei den einzelnen Hirscharten habe ich zu erwähnen, dass ich das Gebilde beim Reh und beim Dam ebenfalls nicht gefunden habe, auch nicht beim rothen Spießhirsch; hingegen sah ich es beim Rothhirsch, beim *Wapiti*, beim *Axis*-Hirsch und beim *Cariacus campestris*. Bei diesen drei Hirschen stimmte das Gebilde in makroskopischer Hinsicht, so viel ich an den Präparaten, die längere Zeit in Alkohol gelegen hatten, sehen konnte, überein. Da ich frisches Material vom *Cervus elaphus* erlangte, will ich den Wedel dieses Thieres der makroskopischen Besichtigung zu Grunde legen. Beim Hirsch findet sich das »Drüsenlager«, wie PAGENSTECHER (18, p. 906) schon angiebt, in der Gegend der letzten acht Schwanzwirbel. Die oberflächlich gelegenen Partien des Gebildes scheinen direkt in die Haut überzugehen; nach innen reicht

es bis zu dem die Wirbel umgebenden Muskel- und Bindegewebe (Schweiffascie) (7, p. 287). Am proximalen Ende ist das Drüsenlager schmal und sitzt hauptsächlich in den Seitentheilen des Schwanzes, während es in der Medianebene sowohl dorsal als auch ventral durch breite Bindegewebszüge, in denen oftmals viel Fett abgelagert ist, unterbrochen ist. Diese Züge werden jedoch nach dem distalen Ende zu sehr bald schmal und verschwinden, ventral noch eher als dorsal, dem Auge fast ganz. Wir sehen dann, dass etwa die letzten fünf Wirbel von allen Seiten von einer nahezu gleichmäßig starken Drüsenmasse, die auch um das distale Ende des letzten Schwanzwirbels herum reicht, umgeben ist. Die Dicke des Drüsenlagers, von der Haut bis zur Schweiffascie gerechnet, umfasst in größter Ausdehnung (etwa am fünftletzten Wirbel) mindestens das Fünfzehnfache der darüberliegenden Haut. Nach dem distalen Ende zu wird der Umfang allmählich etwas geringer.

Das Gebilde besitzt durchgängig eine dunkle, kaffeebraune Farbe. Auf der Schnittfläche treten schmale, grauweiße Bindegewebszüge hervor, welche von einer zwischen der Schweiffascie und dem eigentlichen Drüsenlager befindlichen dünnen Bindegewebschicht abstammen. Diese Züge grenzen kleine, körnig vorspringende, schwarzbraun gefärbte Partien ab, durch welche das Gebilde das Aussehen drüsigen Gewebes erhält. Die Konsistenz ist gleichmäßig weich, fast gallertartig. Beim Überstreichen mit dem Messer lässt sich von der Schnittfläche ein gelbbraunlicher, zähschleimiger Saft abstreichen.

Die über dem Drüsenlager befindliche Haut lässt keine Besonderheiten erkennen.

Mikroskopischer Befund.

Die Schnitte (Wedel von *Cervus elaphus*) wurden so angelegt, dass die Haut des Schwanzes mit dem »Drüsenlager« in Verbindung blieb. Ehe ich auf die Histologie des letzteren eingehe, bespreche ich zunächst kurz die mikroskopischen Verhältnisse der oberflächlich gelegenen Haut. Die Epidermis derselben ist gut entwickelt und besitzt besonders eine ziemlich starke Hornschicht. Das Corium fällt durch eine außerordentlich starke Einlagerung breiter glatter Muskelzüge auf, die dasselbe gleichmäßig durchsetzen. Hingegen sind die drüsigen Elemente nur wenig entwickelt. Wir sehen die acinösen Drüsen als sehr vereinzelte, kleine Bläschen von bekanntem Bau, und auch die tubulösen Drüsen finden wir nur in äußerst geringer Anzahl vor. Die Entwicklung der beiden Drüsenarten ist so gering, dass

man sie in vielen Schnitten überhaupt nicht findet. Die Haarbälge zeigen keinen abweichenden Bau und auch keine Größenzunahme. Eine deutlich abgesetzte Subcutis ist nicht wahrzunehmen, vielmehr geht das tiefer liegende »Drüsenlager« ohne scharfe Grenze in die tieferen Lagen der Lederhaut über.

Das »Drüsenlager« bietet nun ein eigenartiges Bild. Ohne Weiteres überzeugt man sich davon, dass das Organ nicht aus Schweißdrüsen zusammengesetzt ist, denn nirgends kann man die für diese charakteristischen Hohlräume mit dem einschichtigen Epithelbelag oder Ausführungsgänge erkennen. Auch andere drüsige Bildungen halten einen Vergleich mit diesem eigenthümlichen Organ nicht aus, wie die folgende Beschreibung desselben zeigen wird.

Ich hatte, um dies vorweg zu erwähnen, große Schwierigkeiten auch nur einigermaßen für die mikroskopische Untersuchung geeignetes Material zu bekommen, da das Gebilde post mortem außerordentlich rasch derartig verändert wird, dass es zur mikroskopischen Verarbeitung überhaupt unbrauchbar ist. Ich musste das an den meisten meiner Präparate erfahren, denn wiewohl ich in denselben die Strukturverhältnisse der Haut meist noch gut erkennen konnte, war mir dies in dem darunter liegenden »Drüsenlager« absolut unmöglich. Nur einige nicht allzulange (ca. 36 Stunden) nach den Tode fixirte Objekte vom *Cervus elaphus* erhielt ich verhältnismäßig gut, so dass ich nach diesen wenigstens den gröberen mikroskopischen Bau des Organs klar legen konnte. Auf die histologischen Feinheiten habe ich nicht eingehen können, da es mir nicht möglich war, das Material lebenswarm dem Thierkörper zu entnehmen.

Die Hauptmasse des Organs besteht aus einer Anzahl von Zellen, die durch mehr oder weniger breite Bindegewebszüge (s. makroskopische Beschreibung) in einzelne Zellenkomplexe abgetheilt sind. Diese Bindegewebszüge sind ziemlich arm an Kernen, man findet jedoch in ihnen vereinzelte glatte Muskelzüge, eine große Anzahl von Blutgefäßen (Arterien und Venen) und auch Nerven, allerdings in geringerer Menge. Die abgetheilten Zellhaufen besitzen verschiedene Größe und unregelmäßige Gestalt. Man trifft bald rundliche, bald mehr längliche, strangartige Komplexe an. Die Zellen im Inneren dieser Haufen sind durch ein äußerst feines bindegewebiges Netz getrennt, das nur an einzelnen Stellen deutlich erscheint. Außerdem aber finden wir zwischen den Zellen eine enorm große Menge von Kapillaren eingelagert, die einen deutlichen Endothelschlauch besitzen. Die Zellen sind unregelmäßig zwischen den Kapillaren angeordnet

und besitzen eine beträchtliche Größe und meist eine rundliche Gestalt. Bisweilen sieht man sie durch Zwischenräume von einander getrennt und mit eigenthümlichen Ausläufern versehen, die mit den benachbarten Zellen zusammenstoßen. Wahrscheinlich haben wir es hier jedoch mit postmortalen Veränderungen (Schrumpfungsvorgängen) der Zellen zu thun, denn das Protoplasma der letzteren war, trotzdem das Material nur verhältnismäßig kurze Zeit gelegen hatte, bereits hochgradig zerfallen. Man findet in den Zellen eine große Anzahl feinsten Körnchen vor, die in einem äußerst zarten Reticulum zu liegen scheinen. Merkwürdigerweise aber lässt sich in den Zellen nicht die geringste Spur von Kernen nachweisen. (Ich konnte sie, trotzdem ich mehrere Kernfärbemethoden benutzte, in keinem Falle auffinden.) Die feineren Strukturverhältnisse bedürfen daher also noch der weiteren Aufklärung. Trotz dieses Umstandes steht so viel fest, dass wir das Gebilde nicht als ein Schweißdrüsenlager bezeichnen können und dass es in seinem Bau auch nicht den anderen Drüsenarten entspricht. Vielleicht kann man jedoch in histologischer Beziehung einen Vergleich mit zwei anderen in ihrer Natur ebenfalls noch nicht genügend erkannten Organen anstellen, nämlich der Steißdrüse (*Glandula coecygea*) des Menschen und verschiedener Säuger und der mit dieser im Bau übereinstimmenden (s. 22, p. 152) Carotisdrüse (*Glandula carotica*) des Menschen und verschiedener Säuger. Diese beiden Organe sind aus den gleichen Elementen zusammengesetzt. Wir finden in den Maschen eines bindegewebigen Stützgerüsts große, rundliche oder polyedrische Zellen von oft epithelischem Aussehen, die in meist typischer Gruppierung zahlreiche, in den Zellkomplexen verlaufende Kapillaren umlagern (19, p. 316). Dieser Befund stimmt also im Wesentlichen mit dem meinigen überein, nur betreffs der Übereinstimmung des feineren Baues der Zellen kann ich kein Urtheil abgeben, da, wie gesagt, die Zerfallserscheinungen bereits zu hochgradig waren. Den überaus raschen Zerfall der »typischen« Zellen hat übrigens auch SCHAPER (19, p. 311) an der Carotisdrüse beobachten können, wiewohl er nicht von einer fehlenden Kernfärbung spricht. Er schreibt, dass die Zellen eine außerordentliche Zartheit besitzen und bereits wenige Stunden nach dem Tode hochgradige Zerfallserscheinungen aufweisen. Auch hierin könnten wir also demnach vielleicht eine Übereinstimmung der beiden Organe finden. Jedoch bedarf die Frage, ob das Drüsenlager am Wedel der Hirsche analog der Steiß- und Carotisdrüse des Menschen und verschiedener Säuger ist, noch weiterer Unter-

suchungen, zumal die Physiologie der beiden letzteren ebenfalls noch unbekannt ist.

Zu erforschen bleibt ferner noch der Ursprung des »Drüsenlagers«, sein eventuelles Entstehen aus der Gefäßwand der Arteria coccygea und damit die eventuelle Homologie mit der Glandula coccygea des Menschen und verschiedener anderer Säuger.

Wir ersehen demnach, dass ein endgültiges Urtheil über die Natur unseres Gebildes nach meinen Untersuchungen nicht abgegeben werden kann. Es fragt sich nun, ob wir trotzdem die Bezeichnung »Drüsenlager« beibehalten können. Zur Beantwortung dieser Frage möchte ich mich der Ansicht SCHAPER's (19, p. 315) anschließen, der betreffs der von ihm untersuchten »Glandula carotis« die Bezeichnung »Glandula« beizubehalten wünscht, so lange wir genöthigt sind, das Organ in die dunkle Kategorie der »Blutgefäß- oder Nerven-drüsen« einzureihen. Das letztere ist auch in unserem Falle anzunehmen und ich glaube daher, dass auch hier die Bezeichnung »Drüsenlager« vorläufig noch beibehalten werden kann.

Zusammenfassung.

1) Ein eigenthümliches, kaffeebraun gefärbtes, in seiner Natur noch ungenügend aufgeklärtes Gebilde findet sich zwischen der Haut und der Schweiffascie in der Gegend der letzten acht Schweifwirbel beim *Cervus elaphus*, *Cervus canadensis*, *Cervus axis* und *Cariacus campestris*, es fehlt dem *Capreolus capraea*, *Cervus dama* und *Cariacus rufus*.

2) Dieses Gebilde besteht nicht, wie LEYDIG annimmt, aus einer Häufung von Schweißdrüsen, sondern es setzt sich zusammen aus einem viele Blutgefäße und vereinzelte Nerven enthaltenden bindegewebigen Reticulum, in dessen Maschen ein aus zahlreichen Kapillaren und typischen, großen, meist runden Zellen bestehendes Gewebe eingelagert ist.

3) Die typischen Zellen unterliegen post mortem sehr rasch einem erheblichen Zerfalle.

4) Die einzigen bei Mensch und Thier vorkommenden, mit diesem Organ in histologischer Hinsicht vergleichbaren Gebilde sind die Steißdrüse und die Carotisdrüse.

In wie weit der Vergleich, besonders auch in anderer Beziehung berechtigt ist, müssen weitere Untersuchungen lehren, die mir bis jetzt nicht möglich waren.

Litteratur.

1. J. G. AGRICOLA, *Cervi cum integri et vivi Natura et proprietas etc.* 1617. p. 231.
2. BLASIUS (DOMBROWSKI, *Encyclopädie der Forst- und Jagdwissenschaft.* Bd. III. p. 251).
3. A. BÖHM u. A. OPPEL, *Taschenbuch der mikroskopischen Technik.* München 1900. p. 66, 101.
4. J. F. BRANDT, *Beiträge zur Naturgeschichte des Elens.* Mémoires de l'Académie impériale des Sciences de St. Pétersbourg. VII. Siècle. Tome XVI. No. 5. p. 7.
5. V. BROOKE, *On the classification of the Cervidae, with a Synopsis of the existing Species.* Proceed. of the Zool. Soc. of London. 1878. p. 883.
6. J. D. CATON, *The Antelope and Deer of America.* 1877. p. 247 etc.
7. ELLENBERGER u. BAUM, *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere.* 9. Aufl. Berlin 1900. p. 287.
8. L. J. FITZINGER, *Die Gattungen der Familie der Hirsche (Cervi) nach ihrer natürlichen Verwandtschaft.* Aus dem LXVIII. Bde. der Sitzungsber. der k. Akademie der Wissensch. I. Abth. Dec. 1873. p. 4.
9. L. J. FITZINGER, *Kritische Untersuchungen über die Arten der natürlichen Familie der Hirsche (Cervi).* Idem. LXIX. Bd. I. Abth. Mai 1874. p. 3 etc.
10. FRANK, *Handbuch der Anatomie der Haustiere.* Stuttgart 1892. p. 379.
11. GRAFF, *Vergleichend anatomische Untersuchungen über den Bau der Hautdrüsen der Haussäugethiere und des Menschen mit besonderer Berücksichtigung der Präputialdrüsen.* Vorträge für Thierärzte. II. Serie. 2. Heft. p. 21.
12. v. HESSLING, *Über die Brunftfeige der Gemse.* Diese Zeitschr. Bd. VI. 1855. p. 265.
13. F. LEYDIG, *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere.* Frankfurt 1857. p. 88.
14. R. LYDEKKER, *The Deer of all Lands.* London 1898. p. 282.
15. H. NITSCHÉ, *Studien über das Elchwild, Cervus alces L.* Sep.-Abdr. aus dem Zoologischen Anzeiger. Nr. 364 u. 365. 1891. p. 190.
16. H. NITSCHÉ, *Beiträge zur Naturgeschichte des Reh-, Roth- und Damwildes.* Sep.-Abdr. aus der Neuen Deutschen Jagdzeitung. 1883. p. 32.
17. *Notabilia venatoris oder Jagd- und Weidwerks-Anmerkungen.* Aufgezeichnet von einem der Jägerey liebenden Weidemann in Weimar. 1710. S.-A.
18. PAGENstecher, *Allgemeine Zoologie.* IV. Berlin 1881. p. 905 etc.
19. A. SCHAPER, *Beiträge zur Histologie der Glandula carotica.* Arch. f. mikr. Anatomie. XL. Bd. p. 287 etc.
20. G. SCHMORL, *Die pathologisch-histologischen Untersuchungsmethoden.* Leipzig 1897. p. 71.
21. SOLGER, *Schweißdrüsenlager beim Reh.* CARUS, Zool. Anzeiger. I. 1878. p. 174.

22. L. SZYMONOWICZ, Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie. Würzburg 1901. p. 152.
23. M. TEMPEL, Vergleichend anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Drüsen der Zwischenklauenhaut der Paarzeher. Dissertation. Leipzig 1896. p. 14.

Erklärung der Abbildungen.

Die mikroskopischen Zeichnungen sind von meinem Bruder, Assistent am physiologischen Institut der thierärztlichen Hochschule, nach den von mir angefertigten Präparaten hergestellt (mit Hilfe von ZEISS ca. 40fache Vergrößerung).

Bei allen Figuren haben gleiche Bedeutung folgende Buchstaben:

h, Haarbalg; *z*, Haarzwiebel; *a*, acinöse Drüsen; *t*, tubulöse Drüsen; *e*, deren Ausführungsgang; *m*, glatte Muskulatur; *qu*, quergestreifte Muskulatur; *g*, Blutgefäß; *n*, Nerv; *f*, Fettzellen.

Tafel I.

- Fig. 1. Laufbürste vom *Capreolus capraea*.
- Fig. 2. Epidermisplatte der Laufbürste vom *Cervus porcinus*. *E*, Epidermis; *C*, Corium; *S*, Subcutis.
- Fig. 3. Fersenbürste vom *Cariacus rufus*.
- Fig. 4. Brunftfalte vom älteren weiblichen *Cervus elaphus*.

Tafel II.

- Fig. 5. Brunftfeige einer nicht brünstigen *Capella rupicapra*.
- Fig. 6. Hautverdickung am Kopf der *Capra hircus*.
- Fig. 7. Kopffalte des *Cervulus muntjac*.

Tafel III.

Die Photographien sind zum Theil von Herrn Geheimen Hofrath Professor Dr. NITSCHKE (Fig. 8, 9 und 14), zum Theil im hiesigen pathologischen Institut sämtlich nach Präparaten aus der Tharandter Sammlung hergestellt worden.

- Fig. 8. Laufbürste vom *Alces machlis*.
- Fig. 9. Fersenbürste vom *Alces machlis*.
- Fig. 10. Brunftfalte vom älteren weiblichen *Cervus elaphus*.
- Fig. 11. Brunftfalte vom weiblichen Embryo des *Cervus elaphus*.
- Fig. 12. Brunftfeige einer nicht brünstigen *Capella rupicapra*.
- Fig. 13. Brunftfeige einer brünstigen *Capella rupicapra*.
- Fig. 14. Kopffalten vom *Cervulus muntjac*.
- Fig. 15. Querschnitt durch den Wedel vom *Cervus elaphus*.

Le glandole odorifere dell' *Iulus communis*.

Pel

Dott. Giovanni Rossi,

Libero docente di Anatomia Comparata nella R. Università di Roma.

Con tavola IV.

I. Anatomia della glandola.

1. Storia.

Notizie scarse e poco chiare si hanno sull' anatomia delle glandole odorifere degli Iulidei. I così detti foramina repugnatoria furono interpretati come stigate dal TREVIRANUS (14). Fu il SAVI che riconobbe essere le volute stigate altrettanti sbocchi di vescichette contenenti un umore fetido (10a). Il LEYDIG (7) aggiunse qualche particolare sulla struttura istologica dell' organo e sui caratteri del liquido segregato. Il VOGES (17) fece una più accurata descrizione anatomica, accennando ad una formazione speciale esistente all' estremo terminale del collo della glandola. Egli descrive una specie di tappo destinato a chiudere il poro del tegumento e ammette la presenza di un muscolo che, inserito per un capo sul dermascheletro e per l'altro su di un pezzo chitinoso in forma di leva, serve a ritirare siffatto pezzo e insieme il tappo che ad esso è attaccato.

Dopo la bella ma antica memoria del VOGES, si può dire che nessun' altra importante notizia si trovi nella bibliografia intorno alla struttura delle glandole odorifere degli Iulidei e, se si esclude il lavoro del WEBER (15), che esamina un *Polidesmideo*, si potrebbe aggiungere: di tutti i *Diplopodi*. Vero è che vi ha al proposito un breve cenno in una recente nota preliminare del SILVESTRI (13); ma l'autore non fa altro che negare la esistenza di «un muscolo funzionante da sfintere attorno al collo delle glandole repugnatorie», esistenza ch' egli dice affermata, oltre che dal WEBER, anche dal VOGES; ed ammettere che «invece il secreto di esse fuoriesce quando viene da appositi muscoli ritirato il tappo conico che si adatta

ermeticamente dentro il poro». Ora poichè in realtà (limitando la quistione agli Iulidei) il VOGES (17) non parla affatto della esistenza di un tale sfintere, ma ammette appunto la presenza di un tappo, che, ritirato mercè il ministero di un apposito muscolo, lascia passare il secreto, mi pare che, quanto agli Iulidei, nulla di nuovo la citata nota aggiunga a ciò che affermava l'autore tedesco.

2. Metodi di preparazione.

Io son ricorso a tre metodi:

a. Dissezione. — Ucciso l'animale coi vapori di cloroformio, l'ho aperto per le linee medio-ventrale e medio-dorsale. Tolti i visceri, ho tagliata da ciascuna regione laterale del dermascheletro una sottile zona longitudinale comprendente i foramina repugnatoria. Indi alla lente ho pazientemente asportato colle punte degli aghi il tessuto reticolato periintestinale, i muscoli dermascheletrici che inviluppano la glandola e finalmente ho raschiato il tessuto reticolato sottocutaneo e l'epitelio chitinogeno che, ricco di pigmento, non permetterebbe l'osservazione microscopica. Ho lasciato così un piccolo pezzo di dermascheletro a cui era attaccata, per la estremità del collo, la vescichetta odorifera. Siffatta operazione, abbastanza delicata, richiede una certa pratica perchè riesca, altrimenti può di leggieri capitare che si spezzi l'esile collo dell'organo mentre cogli aghi si asportano i tessuti circostanti. Ho di poi trattato il pezzo cogli alcool e col xilolo e incluso in balsamo.

b. Trattamento colla potassa caustica. — Essendo tutta la glandola internamente tappezzata da una tunica chitinosa resistente ad una soluzione di potassa caustica, ho di ciò profittato per studiare la conformazione dell'organo dopo averlo ridotto alla sola sua intima, mercè il trattamento alcalino. Si evitano così le difficoltà testè menzionate della dissezione e si ottiene un maggior grado di trasparenza in tutto il preparato.

c. Tagli microtomici. — Fissati in sublimato dei piccoli pezzi di dermascheletro portanti le glandole repugnatorie, li ho decalcificati con alcool a 80° mescolato al 5% di acido nitrico. Ho preferito l'alcool a 80° a quello a 90° finora da me usato per evitare l'eccessivo indurimento dei tessuti che, aggiunto alla naturale durezza dello strato chitinoso cutaneo, rende difficili e talora impossibili i tagli microtomici. Son ricorso alle colorazioni ordinarie, con preferenza al carminio alcoolico del MAYER. Ho incluso in paraffina o in celloidina. Ho fatto anche sezioni trasverse e longitudinali di

pezzi del tronco di *Iulus*, e in tal caso ho usato solo inclusioni in celloidina.

3. Struttura dell' organo.

Le glandole repugnatorie dell' *Iulo* hanno la forma di una bottiglia a pancia sferica e collo cilindrico, e si trovano appaiate nella regione pleurale di ciascun zonite, una per lato. Mancano solo nei primi quattro anelli del tronco e negli ultimi che formano la regione apoda terminale. Le glandole, per il loro contenuto brunastro, sono visibili per trasparenza attraverso il tegumento; sicchè a chi guardi ad occhio nudo o con una semplice lente la regione laterale del tronco appare una serie lineare di tanti punti neri che possono a prima vista essere interpretati come foramina repugnatoria, laddove rappresentano in realtà le glandole o i loro colli. I veri sbocchi hanno sì piccole dimensioni da non essere visibili ad occhio nudo, occorrendo il microscopio ed obbiettivi che realizzino un forte ingrandimento.

La glandola odorifera o repugnatoria che si voglia dire è situata in prossimità delle cute e va obliquamente da dietro in avanti e dall' esterno verso l'interno. Essa è incassata tra i muscoli dermascheletrici (Fig. 4 e 9) ed è cinta lateralmente dal tessuto reticolato sottocutaneo e dal tessuto reticolato periintestinale (Fig. 4 *tre* e *tri*).

I muscoli dermascheletrici longitudinali diventano ad un tratto bruscamente obliqui, formando cogli ultimi che sono ancora paralleli all' asse del corpo un angolo acuto col vertice rivolto allo innanzi (Fig. 9 *I*). In questo spazio libero, angolare, corrono dei muscoli obliquo-trasversi (*mct*) ed è nicchiata la glandola odorifera.

Nella glandola possono distinguersi quattro parti: la vescichetta secrete, il condotto escretore, il forame repugnatorio e l'apparecchio di chiusura.

a. Vescicola secrete. — Costituisce, come si è detto, la pancia della bottiglia ed è formata da una parete abbastanza esile, limitante un' ampia cavità che serve di serbatoio pel liquido segregato.

La parete è costituita di tre tuniche:

Tunica esterna anista (Fig. 6 *mb*). È una membrana basale sottilissima, non sempre visibile e in certi punti aderente intimamente al tessuto reticolato circostante, nelle cui maglie corrono tubicoli tracheali e circolano globuli sanguigni.

Tunica media epiteliale (Fig. 6 *eps*). Costa di un solo strato di piccole cellule che, viste di faccia, presentano un contorno

irregolarmente esagonale (Fig. 5). Il protoplasma è abbastanza chiaro, di natura finamente granulosa; il nucleo è di forma vescicolare, fornito di parecchi granuli che fissano bene le materie coloranti.

Tunica interna chitinoso (Fig. 6 *tc*). È più spessa della membrana basale, di colorito giallastro ed è tutta increspata in modo fitto ed irregolare. Le pieghe si distendono o s'involgono in grado maggiore o minore secondo lo stato di ripienezza dell' organo e mercè loro l'intima acquista una certa facoltà di distendersi, che certo la sua natura chitinoso per sè stessa non le consentirebbe.

Manca uno speciale strato muscolare a cui pare accenni l'HEATHCOTE (4), il quale, descrivendo lo sviluppo dell' organo nell' *Iulus terrestris*, dice: «The stink glands are formed as invaginations of the epiblast, and a second coat (muscular) is added later in the development.»

Quando la vescicola è rimpinzata di liquido, presenta le sue pareti ben distese ed è perfettamente sferica. Se invece il liquido è stato espulso dall' animale prima della morte, ovvero è stato disciolto dal trattamento alcoolico, si ha una vescica afflosciata, colle pareti aggrinzite e quasi accollate tra loro si da obliterare press' a poco totalmente la cavità interna dell' organo funzionante da serbatoio. Nei tagli microtomici molto spesso la sezione trasversa della vescicola non presenta più un contorno circolare, ma uno più o meno irregolare e sinuoso, appunto perchè le manipolazioni della tecnica hanno svuotata la glandola.

b. Condotta escretore. — È un lungo canale cilindrico o, meglio, conico, relativamente ampio e che rappresenta il collo della bottiglia (Fig. 1). La sua struttura istologica è press' a poco uguale a quella della vescichetta secretoria (Fig. 11). Difficile è però stabilire se tale canale compia il solo ufficio di condotto escretore o provveda anche ad una funzione secretrice, almeno nella sua parte basilare. La tunica interna chitinoso non presenta le crespe testè menzionate, ma delle strie circolari, irregolarmente parallele fra loro e ravvicinate l'una all' altra si da somigliare al filo spirale delle trachee degli Insetti e dei Chilopodi. Si ricordi che tali strie si trovano anche nell'intima chitinoso di altre glandole di Miriapodi; valga per esempio quella velenifera dei Chilopodi¹.

¹ A questo proposito, rettificando quanto ho detto altrove (9b), devo affermare che di filo spirale è provvista anche l'intima chitinoso dei grossi e corti tubi a fondo cieco originati dalle tasche tracheali posteriori dei singoli zoniti dell' *Iulo*, tubi che io suppongo incaricati anche di una funzione glando-

Il condotto escretore, che ha sezione circolare alla base, non la presenta più tale per un certo tratto della sua lunghezza fino allo sbocco esterno. Subisce difatti una introflessione longitudinale nella parte ventrale della sua parete, rivolta verso lo sternite dell'anello. Si genera così una doccia (Fig. 1 *md, f*), e la luce in sezione acquista una forma semilunare (Fig. 11 ed 8 *l*). Tornerò a parlare di tale inflessione a proposito dell'apparecchio di chiusura.

c. Forame repugnatorio. — Nello sbocco della glandola odorifera deve distinguersi il vero orifizio esterno dalla cavità che attraversa lo strato chitinoso della cute ed a cui darò il nome di camera odorifera.

Orifizio esterno. Osservando al microscopio la superficie esterna della regione laterale di un zonite distesa su di un portaoggetti, previe decalcificazione e trattamento colla potassa caustica, si vede, un po' indietro alla stria trasversa dell'anello, un piccolissimo orifizio ovale che è l'orifizio esterno della glandola (Fig. 2 *sbc*). Nell'interno dell'orifizio è ben visibile il così detto turacciolo (*tu*), impiantato obliquamente nel forame che attraversa la chitina. Intorno all'orifizio si nota sulla superficie della cuticola una stria circolare (*sc*) che limita intorno al poro uno spazio anulare e segnato da altre piccole strie superficiali.

Camera odorifera. All'orifizio testè descritto non segue direttamente il condotto escretore della glandola, ma una piccola cavità elissoidale scavata obliquamente da dietro in avanti del corpo, secondo l'asse della glandola, nello strato chitinoso del tegumento (Fig. 1 ed 8 *co*; Fig. 10 *co*) e non tappezzata da strato epiteliale. Mi piace ricordare che consimili forami, privi di epitelio, ed attraversanti obliquamente lo strato chitinoso si da assumere talvolta la forma di lunghi canali, si trovano, come ho già pubblicato, all'inizio delle tasche tracheali (9b) e delle glandole anteriori dello stesso *Iulo* (9c).

Lo strato chitinoso del dermascheletro, in corrispondenza dello sbocco della glandola odorifera, diminuisce di spessore, mostrando nella sua faccia interna una incavatura (Fig. 1 *in*), visibilissima nelle sezioni (Fig. 7, 10, 11). L'ipoderma che tappezza tale incavatura si continua poi, in prossimità della camera odorifera, coll'epitelio del

lare. Si tratta di un esilissimo filo spirale che richiede forti ingrandimenti per esser visto e, ciò non pertanto, non sempre riesce visibile. Torno però a negare la presenza di un filo spirale nelle vere trachee dell'*Iulo*, diffuse per tutto il corpo.

condotto escretore così come lo strato chitinoso si continua coll' intima dello stesso canale.

d. Apparecchio di chiusura. — La glandola è fornita di uno speciale apparecchio destinato ad otturarne ermeticamente lo sbocco nello stato di riposo. In tale apparecchio si possono distinguere tre parti, cioè: l'invaginazione longitudinale a doccia del condotto escretore, già menzionata; il così detto turacciolo, che si adatta nella camera odorifera, ed un muscolo destinato a rimuoverlo, quando il secreto deve venir fuori, gli ostacoli che ostruiscono lo sbocco (io lo chiamerò muscolo repugnatorio).

Doccia del condotto escretore. Come ho detto, la metà ventrale del condotto escretore, s'introflette nell' altra metà, come un semicilindro convesso che rientri in un semicilindro concavo (Fig. 1 ed 8). Una sezione trasversa del collo della glandola mostra chiaramente (Fig. 11) la presenza della doccia esterna e la forma semilunare della cavità interna residuale (*l*). Nello stato di riposo, per l'accollamento delle due metà del condotto escretore, la luce è quasi obliterata, ostruendosi così la via di uscita pel secreto.

Turacciolo. In che consiste questo così detto turacciolo? Il VOGES (17) lo descrive nello *Spirobolus copulifer* in una maniera alquanto complessa. Nell' *Iulus communis* invece trattasi di cosa molto semplice. Laddove il condotto escretore si termina presso lo sbocco della glandola, continuandosi la sua parete colla cute, la parte introflessa su menzionata forma un angolo rotondeggiante (Fig. 1 ed 8 *tu*); tale angolo si prolunga anche oltre il termine del collo (*lt*), insinuandosi nella camera odorifera scavata nello spessore dello strato chitinoso tegumentare (*co*). Una siffatta estroflessione convessa, a mo' di cappuccio, si adatta benissimo nella cavità del forame in guisa da tapparla completamente. La Fig. 10 rappresenta una sezione sagittale longitudinale del turacciolo. Un pò di obliquità nel taglio ha impedito che vi capitasse anche il condotto escretore.

Muscolo repugnatorio. Nel fondo della doccia del condotto escretore (Fig. 1 e 11) vanno ad inserirsi le fibre di un muscolo, appiattito parallelamente alla superficie del corpo, diretto obliquamente verso la regione ventrale del zonite e fissato per l'altro capo alla superficie interna del dermascheletro. Si comprende subito che un tale muscolo deve esser destinato a tirare in fuori la parte introflessa del collo della glandola sì da rendere circolare o quasi la luce del condotto. E che sia così di fatti lo mostra la Fig. 3. Essa rappresenta la sezione del collo di una glandola che per caso si trovava aperta

quando morì l'animale e tale restò durante le manipolazioni della tecnica. Riesce raramente di osservare sui tagli glandole odorifere in tale stato poichè d'ordinario si trovano chiuse.

Alcune fibre dello stesso muscolo si vanno ad inserire sul fondo concavo del turacciolo come mostrano le Fig. 1 e 10. Contraendosi tali fibre, il tappo è ritirato e il liquido può liberamente attraversare la camera odorifera. La stessa glandola che, restata aperta dopo la morte dell'animale, mi ha permesso di osservare in una sua sezione il collo con la doccia estroflessa, mi ha mostrato in una delle seguenti sezioni il tappo ritirato (Fig. 7).

Il muscolo repugnatorio adunque provvede sia ad aprire il condotto escretore sia a ritirare il tappo quando l'animale vuole emettere il suo secreto. Cessata la contrazione, tanto la regione ventrale del condotto, quanto il tappo ritornano al loro posto per propria elasticità. — Il pezzo di chitina in forma di leva (hebelartige Chitinstück), notato dal VOGES (17) nello *Spirobolus* ed al quale si attaccherebbe il muscolo destinato all'apertura della glandola, non è stato da me trovato nell' *Iulus*.

Parlerò in un ultimo capitolo della fuoriuscita del secreto.

II. Natura del secreto.

1. Storia.

Se dovessi limitare il mio cenno storico all' *Iulus* di cui mi occupo, dovrei ricordare solo il LEYDIG (7), che rilevò alcuni caratteri del secreto dell' *Iulus terrestris*, e BÉHAL e PHISALIX (1, 8) che affermarono esser contenuto nel secreto dello stesso animale del chinone ordinario, per il quale il liquido acquistava proprietà tossiche.

Altri autori che hanno studiato la composizione chimica del secreto di alcuni Polidesmidei si accordano nel riconoscere in esso la presenza di acido cianidrico [MAX WEBER (15), GULDENSTEENDEN-EGELING (3), COPE (2), WHEELER (16)]. Nel liquido odorifero del genere *Spirostrepitus* e dell' *Iulus foetidissimus* [= *Lysiopetalum foetidissimum*, secondo LATZEL (6)] fu ammessa la presenza di iodo rispettivamente dallo SCHULZE (11) e dell' HOLL (5). Quest'ultimo affermò anzi che il liquido odorifero dell' *Iulus foetidissimus* è giallo scuro e tinge ugualmente la pelle in giallo come l'iodo, laddove il SAVI (10a) aveva affermato che in quella stessa specie il secreto è bianco latteo e affatto incapace di colorar la pelle.

Come si vede, scarse e discrepanti sono le notizie che la letteratura ci offre al riguardo.

2. Metodi usati per raccogliere il secreto.

Delle ricerche sui caratteri del secreto, per quanto rudimentali, richiedono sempre una certa quantità di liquido che non è facile raccogliere, date le piccole dimensioni delle vescicole e le difficoltà tecniche per isolarle intatte. Io sono ricorso ai tre seguenti metodi:

a) Estrazione del liquido dalle vescichette isolate. È il metodo che richiede maggiore pazienza, ma il solo che permetta raccogliere il liquido non inquinato da sostanze estranee.

Ho aperto l'animale mercè le forbici, previe cloroformizzazione, ed isolate le glandole mercè gli aghi, curando di evitare la fuoriuscita del contenuto. Le vescicole, raccolte in gran numero in un vetro di orologio contenente alcune gocce di acqua distillata, sono state spremute mediante pressione e rottura delle loro pareti.

Oltre la difficoltà di staccare l'organo dalla cute, senza premerlo, e di trarlo dalla nicchietta in cui è incassato, vincendo la resistenza che oppongono le trachee circostanti, è da notarsi un serio inconveniente che rende scarsi i risultati. L'animale, sotto l'azione di anestetici o durante qualunque manovra si esegua per ucciderlo, si dibatte violentemente e manda fuori il secreto odorifero che rappresenta un suo mezzo di difesa. Le vescichette quindi restano in gran numero svuotate.

b) Estrazione del liquido dalle glandole pestate insieme al dermascheletro. Ho tagliato dal tegumento due strette listerelle longitudinali corrispondenti alle serie laterali di glandole odorifere, lasciando anzi del tegumento stesso solo tanto quanto era necessario per tenere in sito le vescichette. Ho quindi pestate le listerelle in un piccolo mortaio di vetro contenente poche gocce di acqua distillata. Ho poi filtrato.

Non si può evitare così che al secreto si mescolino delle sostanze estranee, ma queste sono in quantità trascurabili. Persiste anche nel secondo metodo l'inconveniente lamentato nel primo.

c) Raccolta del liquido emesso dall'animale eccitato. È il metodo a cui ricorsero BÉHAL e PHISALIX (1, 8), i quali eccitavano l'*Iulo* meccanicamente o con una corrente indotta e poi raccoglievano con acqua il liquido di cui si era bagnata la superficie del corpo. Io ho eccitato l'*Iulo* in una maniera che credo più semplice e più efficace, sommergendolo cioè vivente in un liquido capace di sciogliere

il secreto e insieme d'irritare l'animale. Esclusa l'acqua perchè, come ho detto altrove (9a), i Diplopodi restano nel suo seno senza risentire grandi molestie, ho usato all' uopo il cloroformio o il benzolo. L'*Iulo* in questi liquidi si contorce violentemente, emettendo grande quantità del suo secreto si da colorarli ben presto in giallo rossastro. Ho introdotto in una stessa piccola quantità dell' una o dell' altra sostanza un centinaio di individui l'uno dopo ch'era morto e buttato via l'altro. I due liquidi diventavano così ricchissimi di umore fetido, epperò intensamente colorati. Occorrendo una soluzione acquosa, facevo evaporare il cloroformio o il benzolo e raccoglievo con acqua distillata i residui.

Anche qui si può obbiettare che altri principi eventualmente escregati dalla pelle si scioglano nella stessa soluzione; e in tale inconveniente sarebbero incorsi anche BÉHAL e PHISALIX che hanno usato un metodo analogo. Deve però considerarsi che, anche a volere ammettere il secreto di glandole cutanee monocellulari, quest' ultimo sarebbe in quantità affatto trascurabile rispetto al liquido odorifero, ch'è relativamente abundantissimo.

In ogni modo, in quelle poche ricerche che la scarsità del liquido raccolto mi ha permesso di eseguire, io ho usato anche, in esperienze di controllo, il liquido ottenuto direttamente dallo schiacciamento delle vescichette isolate. Quindi credo che ogni obbiezione sia eliminata.

3. Alcune proprietà fisiche e chimiche.

Il secreto delle glandole odorifere dell' *Iulus communis* è un liquido giallo scuro. Facendo scoppiare una vescichetta in acqua distillata, si osserva che una parte del contenuto si scioglie rapidamente nell' acqua, colorandola in giallo chiaro; un' altra parte resta da prima insoluta sul fondo del recipiente in forma di piccolissime bollicine di color giallo rosso e di aspetto oleoso; col tempo però anche tali bollicine si sciolgono nell' acqua. Il secreto poi è solubilissimo nell' alcool, nell' etere, nel cloroformio, nell' acido acetico, nella potassa caustica, nel benzolo. Una soluzione di potassa caustica è colorata in verde dal liquido odorifero. Facendo evaporare la soluzione benzolica non si avverte da principio l'odore particolare dell' animale, ma poi, bagnando i residui con acqua, si sente molto forte il detto odore.

Il secreto ha un profumo caratteristico, molto sgradevole. Ispirato per ore (come è capitato a me che lo raccoglievo) può produrre

una leggiera cefalalgia in soggetto fornito di temperamento molto sensibile. Tinge la cute in giallo.

Alle carte di tornasole mostra reazione leggermente acida e colla soluzione di bicarbonato sodico produce una lieve effervescenza. L'odore caratteristico però sussiste anche dopo che il liquido si è reso alcalino. In soluzione alcalina il liquido s'imbrunisce al contatto dell' aria. Il secreto non esercita alcuna azione colorante sulla salda d'amido, onde è da escludersi completamente la presenza di iodo libero.

Il trattamento colla soluzione di potassa caustica e col sale ferroso-ferrico non dà la reazione del bleu di Prussia, onde deve escludersi la presenza di acido cianidrico, da parecchi autori ammessa in alcuni Polidesmidei, e il nome di glandole cianogene da molti dato alle glandole odorifere di tutti i Diplopodi.

L'estratto benzolico del secreto, trattato con soluzione benzolica di ortonitranilina, non ha dato i cristalli rossi caratteristici del chinone. Deve quindi conchiudersi che questa sostanza, ritrovata da BÉHAL e PHISALIX nel secreto odorifero dell' *Iulus terrestris*, non esiste affatto nel secreto dell' *Iulus communis*. La reazione speciale dell' idrocerulignone, a cui ricorsero i due autori francesi, non si è potuto da me effettuare per mancanza del reattivo del LIEBERMANN che non è stato trovato in commercio, per quanto cortesemente ne facesse per me ricerca, in Italia e all' estero, la Direzione di questa Stazione Zoologica. In ogni modo il risultato negativo avutosi coll'uso dell' ortonitranilina è ben sufficiente perchè venga senz' altro esclusa la presenza del chinone nel secreto odorifero della specie esaminata.

Come si vede, le ricerche chimiche da me fatte delle sostanze, che i miei predecessori avevano menzionate nel secreto di diverse forme di Diplopodi, hanno avuto esito affatto negativo. E poichè i risultati che gli autori hanno ottenuto studiando forme diverse sono discrepanti, è da credersi probabile che la composizione chimica del liquido odorifero possa variare non solo nell' ambito della famiglia, ma anche del genere. La eccessiva scarsezza del materiale disponibile non mi ha permesso d'altra parte più ampie indagini analitiche.

4. Proprietà tossiche.

Il PHISALIX (8) sperimentò gli effetti del liquido odorifero dell' *Iulus terrestris* inoculato in cavie, ed osservò che una iniezione ipodermica produceva solo un' azione locale, laddove una iniezione intra-

peritoneale causava la morte dopo circa 24 ore. Questi effetti di attossicamento furono attribuiti al chinone scoperto nel secreto.

Nessun altro autore, che io sappia, ha fatto di simili esperienze.

Io ho voluto sperimentare gli effetti del secreto dell' *Iulus communis* sui topi (*Mus musculus*) che devono naturalmente, per le loro minori dimensioni, essere più sensibili al veleno che non le cavie. Le esperienze eseguite sono le seguenti.

1^a esperienza. Il 12 marzo, alle ore 11, ho inoculato sotto la pelle d'un topo, del peso di 8 grammi, 6 mmc di soluzione acquosa del secreto, estratto direttamente dalle glandole isolate. L'iniezione fu praticata mercè siringa di PRAVAT nella cute dell'addome, presso gli arti posteriori, e furono osservate rigorosamente tutte le norme antisettiche.

L'animale diede subito segni evidenti di vivo dolore, perdette la sua vivacità e rallentò ogni suo moto. Alle ore 12, il respiro era diventato più frequente ed affannoso; gli occhi un po' socchiusi avevano una espressione di grave sofferenza. Alle ore 14, l'animale non poteva più muovere gli arti posteriori ed era costretto a trascinarli nell'eseguire dei piccoli mutamenti di posto. Alle ore 15, la testa non si reggeva più ed era tenuta adagiata sul pavimento della gabbia; l'affanno era aumentato. Alle ore 16, l'animale entrò in agonia; alle ore 17, era morto.

2^a esperienza. Distratto da altre cure, ho ripreso le mie esperienze nel mese di agosto. Il giorno 5 di tal mese, alle ore 10, ho iniettato 7 mmc di una soluzione più concentrata di secreto odorifero sotto la pelle del dorso di un topo, del peso di 9 grammi. Gli effetti del veleno, vuoi per la stagione più calda, vuoi per la dose maggiore, vuoi pel maggior grado di concentrazione della soluzione, furono più rapidi. L'animale si accosciò pochi minuti dopo l'operazione e socchiuse gli occhi con espressione di dolore. Alle ore 11 era diventato quasi immobile; alle 12 giaceva sul pavimento della gabbia adagiato pel ventre; alle ore 13 era morto, cioè soltanto tre ore dopo la inoculazione.

Si noti che entrambi i topi di cui mi sono avvalso nelle due esperienze, furono operati poco tempo dopo la loro cattura e si erano mostrati vivaci e in ottime condizioni di salute. Mi sorse però il dubbio che l'operazione da sola o la quantità di liquido inoculato potessero, indipendentemente dalla natura del liquido stesso, esercitare delle influenze letali sul piccolo organismo sottoposto ad esperienza. Sono ricorso quindi alla seguente:

3^a esperienza (di controllo). Il 10 agosto ho iniettato sotto la pelle del dorso di un topo, del peso di g. 8,50, 7 mme di semplice acqua distillata. Mi sono del pari attenuto a tutte le norme antisettiche, ed ho operato nelle stesse condizioni in cui furono eseguite le esperienze precedenti. L'animale iniettato non perdette affatto la sua vivacità. Dopo alcune ore mangiava il cacio ch'era nella gabbia, non mostrando alcuna indisposizione. Visse così sanissimo per parecchi giorni, finchè io, soddisfatto dell' esperienza, non lo lasciai libero in un giardino.

Un tale risultato mostra chiaramente che gli effetti letali seguiti alle precedenti inoculazioni non devono attribuire alle condizioni della esperienza, ma solo a proprietà tossiche del liquido inoculato. E la rapidità con cui si verificarono i diversi sintomi e la morte mostrano quanto tali proprietà tossiche siano possenti, almeno rispetto a mammiferi delle dimensioni di un topolino.

Qual' è il principio venefico che agisce in tal modo nel secreto odorifero dell' *Iulo*? BÉHAL e PHISALIX affermano che sia il chinone da loro trovato nel secreto dell' *Iulus terrestris*; ma nel nostro caso, esclusa dalle analisi chimiche la presenza di una tale sostanza, deve ricercarsi in altro principio la causa delle proprietà tossiche del liquido odorifero. Quale poi sia tale principio io non sono riuscito a precisare.

Un'altra serie di esperienze ho voluto eseguire per accertare se il secreto riuscisse ugualmente venefico qualora, invece che inoculato sotto la pelle, fosse introdotto per le vie digerenti.

4^a esperienza. Il 12 agosto ho fatto mangiare ad un topolino una pasta che avevo in precedenza composta con farina, formaggio e 6 cmc di soluzione acquosa concentrata del secreto ottenuto provocandone la emissione nell' *Iulus* sommerso. Il topo non risentì alcun danno dal pasto compiuto.

5^a esperienza. Lo stesso giorno ho fatto mangiare a due pulcini, già forniti delle prime penne caudali, della farina di granturco impastata con 7 cmc della menzionata soluzione. I risultati furono negativi come nell' esperienza precedente.

Devesi adunque concludere che il secreto delle glandole odorifere dell' *Iulus communis*, venefico se iniettato sotto la pelle, riesce invece innocuo se è somministrato per le vie digerenti.

III. Note biologiche ed ipotesi.

Il secreto dell' epitelio della glandola odorifera si raccoglie in una quantità relativamente considerevole nella cavità della vescicola. È da notarsi che l'intima chitinoso che tappezza internamente l'epitelio secretore, non ha forami di sorta (i quali invece esistono nella tunica chitinoso della glandola forcipolare dei Chilopodi); quindi il liquido, che dalle cellule secretrici va nel serbatoio, deve attraversare per osmosi la chitina, come avviene per la secrezione cerea di molti Insetti. Ciò prova ancora una volta che la chitina è permeabile ai liquidi.

Il liquido raccolto non può venir fuori del serbatoio, data la presenza dell' apparecchio di chiusura, che tiene ben tappato lo sbocco della glandola. E il tappo è sì bene applicato che non lascia passare neppure il profumo.

L'animale non si serve del suo secreto se non quando si vede minacciato. Un *Iulo* ch'è in cattività e si è abituato alla sua nuova dimora, non fa sentire il suo odore particolare se non quando vien preso o irritato, altrimenti se ne sta r avvolto su sè stesso senza dare emanazioni odorose.

Nel pericolo l'animale irroro di liquido la superficie esterna di alcuni dei suoi zoniti. Come avvenga la fuoriuscita del liquido è facile comprendere. Mancando una speciale tunica muscolare, i muscoli cutanei che rinserrano come in una morsa la vescichetta (v. Fig. 9, III), devono, contraendosi, esercitare su di essa una pressione sufficiente a spingere il liquido nel condotto escretore. Contemporaneamente il muscolo repugnatorio provvederà a tenere slargato il canale e a ritirare il turacciolo.

Espulso il secreto, la glandola resta afflosciata, come può vedersi nella dissezione. Occorrono parecchi giorni perchè il serbatoio sia di nuovo rifornito.

Si noti che l'animale non manda fuori ad un tempo il secreto odoroso da tutti i suoi foramina repugnatoria, ma da alcuni soltanto. Nè la emissione si verifica sempre in un modo simmetrico, nel senso che avvenga da ambo i forami di uno stesso zonite. La dissezione mi ha talvolta mostrato che in un anello, bagnatosi in precedenza di secreto, la glandola di un lato era ancora piena, laddove quella dell' altro era stata completamente svuotata.

Forse il costume di emettere il secreto solo in alcuni zoniti è

in relazione colla lentezza con cui i serbatoi possono rifornirsi. L'emissione simultanea del liquido da tutte le glandole lascerebbe in seguito l'animale indifeso per tutto il tempo necessario alla formazione di altrettanto secreto. Invece colle emissioni limitate a poche glandole l'animale riesce a posseder sempre una efficace riserva pei pericoli futuri.

Qual' è l'ufficio del secreto? È certamente quello di provvedere alla difesa passiva del pacifico Miriapodo mercè lo sgradito e forse nocivo profumo. Si sa che molti altri Tracheati sono provvisti di consimili armi di difesa. Resta però una quistione da risolvere. Perchè un liquido, destinato soltanto ad una funzione odorifera, contiene poi un principio tossico così potente che, inoculato in un piccolo mammifero, riesce ad ucciderlo in poche ore? Il fatto è meramente fortuito o accenna ad una facoltà, posseduta in antico, d'introdurre il terribile secreto nella pelle del nemico, preda o predone che fosse? Si ha, in altri termini, da supporre che gli antenati dei moderni Iuli fossero forniti di speciali organi pungenti, capaci d'inoculare il veleno, organi che ora più non esistono?

Se si considera che anche i Rospi, nei loro follicoli cutanei, e le Anguille, nel siero del loro sangue, contengono un veleno non destinato fisiologicamente ad essere iniettato in altro animale, si potrebbe anche concludere che la sola tossicità del secreto dell'*Iulo* non basta a dimostrare la necessità di un' antico potere inoculatore. E così ogni quistione verrebbe troncata.

Però a farla rivivere io ricorderò un fatto che ci viene offerto dalla paleontologia. Si sa che gli Euforberidei, Miriapodi fossili del Carbonifero, sono reputati quali antenati degli attuali Diplopodi. Ora mentre negli stessi terreni si riscontrano altri Miriapodi forniti di foramina repugnatoria, gli Euforberidei mancano di tali forami ed al loro posto presentano, invece, delle enormi spine, che in alcune grosse specie possono superare la lunghezza di un centimetro (12). Ora queste acute appendici sono metamericamente disposte in diverse serie longitudinali, delle quali quelle dei lati sono, come ho detto, omologhe alle serie dei forami repugnatori.

Sarebbe lecito supporre che siffatti organi avessero avuto alla loro base la glandola venefica e avessero potuto, o per forame interno o per speciale scanalamento o lungo la stessa loro superficie esterna, condurre il veleno nella piaga che la loro punta era riuscita ad aprire nella pelle della vittima? Nel caso d'immobilità delle spine si sarebbe trattato di un processo di difesa passiva, analogo a quello, per esempio, dei peli

escretori della ortica; in caso poi di articolazione, sarebbe stata anche possibile l'offesa attiva, così come la esercitano le spine velenifere di alcuni Pesci.

Si aggiunga che la vita attiva e il regime forse carnivoro degli Euforberidei giustificerebbero la presenza di organi di difesa e di offesa più potenti, analoghi a quelli posseduti dagli attuali Chilopodi. Mutate poi le condizioni di vita, diventati pacifici il regime ed i costumi dei tardi nepoti, non sarebbe da meravigliare se gli aculei, residui superflui, si fossero atrofizzati. In tale supposizione il turacciolo conico, esistente nello sbocco della glandola, potrebbe anche rappresentare un rudimento dell' antico organo inoculatore; e in vero basterebbe il suo prolungamento in fuori del forame ed un maggiore acuminamento della sua estremità per trasformarlo in un pungolo velenifero. D'altra parte le serie di glandole venefiche sarebbero diminuite di numero e restate solo le laterali, trasformate in organi di passiva protezione, provvedendo ad una funzione semplicemente odorifera.

La mia è certo una ipotesi, simile a tante altre che domani la scoperta di nuovi fatti potrebbe mandare nel nulla. La presenza di un principio energicamente tossico in un liquido destinato solo ad emanare odore, la presenza di un turacciolo adibito a chiudere una glandola, che sarebbe già chiusa dalla invaginazione del condotto escretore, la omologia dei foramina repugnatoria con robusti ed acuti aculei metamerici di estinti antenati dei Diplopodi sono fatti che meritano una spiegazione. Io, in linea accessoria, ne propongo una: il lettore ne faccia il conto che crede. A me basta l'aver dato un contributo alla conoscenza anatomica e fisiologica delle glandole odorifere dell' *Iulo*.

Napoli, Stazione Zoologica, agosto 1902.

Bibliografia citata.

1. BÉHAL et PHISALIX, La quinone, principe actif du venin du *Iulus terrestris*. Comp. rend. hebd. Soc. Biol. Paris. Tome LII. 1900. p. 1036.
2. COPE, A Myriapod which produces Prussic Acid. Amer. Nat. Vol. XVII. 1887. p. 337.
3. GULDENSTEEDEEN-EGELING, Über Bildung von Cyanwasserstoffsäure bei einem Myriapoden. Arch. Phys. PFLÜGER. Bd. XXVIII. 1882. p. 576.
4. HEATHCOTE, The post-embryonic development of *Iulus terrestris*. Phil. Trans. Roy. Soc. XLIII. 1888.

5. HOLL, Jode in lebenden Thieren. Neues Journal der Pharmacie. Tome XII. I. 1826. p. 297.
6. LATZEL, Die Myriapoden der Österreichisch-Ungarischen Monarchie. Wien 1880—1884.
7. LEYDIG, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.
8. PHISALIX, Un venin volatil. Sécrétion cutanée du *Iulus terrestris*. Comp. rend. Soc. Biol. Paris. Tome LII. 1900. p. 1033.
9. ROSSI, a. Sulla resistenza dei Miriapodi all' asfissia. Bullet. Soc. Ent. ital. Anno XXXIII. Firenze 1901. — b. Sulla organizzazione dei Miriapodi. Ricerche fatte nel Labor. di Anat. norm. R. Univ. Roma ed altri Lab. biol. Vol. IX. Fasc. 1. 1902. — c. Sull' apparecchio digerente dell' *Iulus communis*. Bull. Soc. Ent. ital. Anno XXXIV. 1902.
10. SAVI, a. Osservazioni sull' *Iulus foetidissimus*. Opuscoli scientifici di Bologna. T. III. 1819. p. 25. — b. Sopra una specie di *Iulus communis*. Memorie scientifiche. Decade prima. Pisa 1828. p. 63.
11. SCHULZE, Lebende Tausendfüße aus der Gattung *Spirostrephus*. Sitz.-Ber. Ges. Nat. Freunde Berlin. 1888. p. 110—111.
12. SCUDDER, Archipolypoda a subordinal type of spined Myriopoda from the carboniferous formation. Mem. of the Boston Soc. of Nat. Hist. May 1882.
13. SILVESTRI, Note preliminari sulla morfologia dei Diplopodi e Chilopodi. Rivista di Patol. veget. Vol. X. 1902.
14. TREVIRANUS, Vermischte Schriften anatomischen und physiologischen Inhalts. Bremen. II. 1817. p. 39.
15. WEBER, Über eine Cyanwasserstoffsäure bereitende Drüse. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1882. p. 468—475.
16. WHEELER, Hydrocyanic Acid secreted by *Polydesmus virginienensis* Drury. Psyche. Vol. V. 1890. p. 442.
17. VOGES, Beiträge zur Kenntnis der Juliden. Diese Zeitschr. Bd. XXXI. 1878. p. 127.

Spiegazione della tavola IV.

Significato delle lettere:

- ce*, condotto escretore;
co, camera odorifera;
ep, epitelio del condotto escretore;
epc, epitelio cutaneo mascherato dal pigmento;
eps, epitelio della vescichetta secretrice;
f, fondo della doccia del condotto escretore;
ii, inflessioni dermascheletriche interzonitiche;
in, incavatura esistente nella faccia interna del dermascheletro in corrispondenza del condotto escretore;
l, luce del condotto escretore;
lt, linea segnante il termine del condotto escretore;
mb, membrana basale;

- mcl*, muscoli cutanei longitudinali;
mct, muscoli cutanei obliquo-trasversi;
md, margini della doccia del condotto escretore;
mr, muscolo repugnatorio;
n, nucleo;
sbc, contorno dell' orifizio odorifero;
sc, stria circolare intorno al forame repugnatorio;
sp, spazio triangolare lasciato libero dai muscoli cutanei in corrispondenza della glandola odorifera;
str, stria trasversa del zonite;
tc, tunica chitinoso della glandola odorifera;
tg, tegumento;
trc, tessuto reticolato sottocutaneo;
tri, tessuto reticolato periintestinale;
tu, turacciolo;
vs, vescichetta secretrice.

Tavola IV.

Fig. 1. Condotto escretore di glandola odorifera di *Iulus communis* visto sulla faccia interna del dermascheletro (ZEISS, Oc. 2, Obj. DD). *x*, parte tagliata del condotto escretore. La camera odorifera (*co*), scavata obliquamente nel dermascheletro e contenente il turacciolo (*tu*), è vista per trasparenza.

Fig. 2. Foramen repugnatorium visto sulla superficie esterna del dermascheletro (Oc. 3, Obj. DD).

Fig. 3. Sezione obliquo-trasversa (parallela all' asse del muscolo repugnatorio) del condotto escretore aperto (Oc. 3, Obj. F).

Fig. 4. Sezione trasversa della regione laterale di un zonite in corrispondenza della glandola odorifera (Oc. 2, Obj. DD).

Fig. 5. Epitelio secretore di glandola odorifera visto di piatto (Oc. 3, Obj. F).

Fig. 6. Sezione trasversa della parete della vescichetta secretrice (Oc. 3, Obj. F).

Fig. 7. Sezione frontale del tegumento in corrispondenza di una camera odorifera. Il turacciolo è stato ritirato (Oc. 3, Obj. F).

Fig. 8. Parte estrema del condotto escretore (ingrandimento di porzione della Fig. 1). Nella parte inferiore della figura il condotto è troncato trasversalmente.

Fig. 9. Sezione sagittale di un pezzo del tronco di *Iulo* in corrispondenza delle glandole odorifere. La sezione è alquanto obliqua, cioè i diversi zoniti sono stati tagliati a livello diverso: il 1° (*I*) è stato tagliato più profondamente del 2° (*II*), del 3° (*III*) e del 4° (*IV*), il quale ultimo è stato tagliato presso la superficie esterna del corpo (Oc. 3, Obj. A).

Fig. 10. Sezione frontale del tegumento in corrispondenza di una camera odorifera (Oc. 3, Obj. F). Il turacciolo chiude lo sbocco della glandola.

Fig. 11. Sezione trasversa del condotto escretore (Oc. 3, Obj. F).

Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Cölenteraten.

Von

Walter M. Aders

aus London.

(Aus dem zoologischen Institut in Marburg.)

Mit Tafel V, VI und 8 Figuren im Text.

1. Über die Entstehung und Ausbildung der Hoden von *Hydra viridis*.

(Taf. V, Fig. 1—10.)

Obgleich die Histologie von *Hydra* aufs genaueste untersucht ist, wie die vortrefflichen Arbeiten von KLEINENBERG und CAMILLO SCHNEIDER unter Anderen zeigen, so ist doch über die Spermatogenese dieses Thieres sehr wenig bekannt, wenn auch die vorerwähnten Autoren einige wenige Mittheilungen darüber gemacht haben. Ich unternahm die vorliegende Bearbeitung desshalb, weil es nicht unwichtig erschien, die Spermatogenese dieses anscheinend so primitiven Thieres näher kennen zu lernen, und weil man hoffen durfte, in mancher Beziehung noch ursprüngliche Verhältnisse anzutreffen. KLEINENBERG weist in seiner vortrefflichen Untersuchung über *Hydra* kurz darauf hin, dass bei der Bildung des Hodens ein lokales Wachsthum der Zellen des interstitiellen Gewebes im Ektoderm stattfindet. Wir werden späterhin sehen, dass diese Auffassung KLEINENBERG's über die Entstehung der Hodenelemente bereits im Allgemeinen das Richtige trifft, wozu bemerkt werden muss, dass wir an Stelle der Bezeichnung »interstitielles«, subepitheliales Gewebe setzen (CAMILLO SCHNEIDER).

KLEINENBERG beschrieb genau die äußere Form der Hoden und deren weißliche Farbe, auch die dünne Epitheldecke, welche den reifen Hoden überdeckt, ist von ihm gesehen worden, wenn sich auch, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, zwischen seiner und meiner Auffassung über die Histologie dieses Epithels einige

Abweichungen herausstellen. Da KLEINENBERG mit den damaligen, wenig ausgebildeten Methoden und ohne Benutzung von Schnittserien durch den in Entwicklung begriffenen Hoden das Objekt studirt hat, so ist es natürlich, dass meine Darstellung der feineren Histologie der Samenelemente ziemlich bedeutend von derjenigen KLEINENBERG's differirt. So behauptet er, dass die Kerne in den Hodenzellen zu Grunde gingen. Sicher handelte es sich hier um Kerne, die in Theilung begriffen und in Folge dessen nicht mehr sichtbar waren. Die so überaus charakteristischen Bewegungen der Spermatozoenschwänze im reifen Hoden hat auch KLEINENBERG bereits gesehen. Die Entleerung der reifen Spermatozoen aus dem Hoden ist von ihm ebenfalls beobachtet worden, so z. B., dass nur in gewissen Zwischenräumen ein Theil der reifen Spermatozoen in Folge des von innen her wirkenden Druckes auf die Hodendecke veranlasst wird, auszutreten, worauf eine Schließung des Hodens erfolgt, bis durch erneutes Wachsthum eine neue Sprengung der Wand hervorgerufen wird. Aus diesen kurzen Angaben sehen wir, dass im Allgemeinen die Beobachtungen KLEINENBERG's über den Hoden von *Hydra* richtig sind, dass sie aber im Speciellen über die feineren Vorgänge der Samenbildung keinen Aufschluss zu geben vermögen.

Eingehender sind die Angaben C. SCHNEIDER's über die Hodenbildung bei *Hydra*, da die weit später ausgeführte Untersuchung mit zu Hilfenahme besserer Methoden erfolgte, und speciell histologischer Natur war. Die Auffassung KLEINENBERG's, dass die Urkeimzellen aus dem subepithelialen Gewebe des Ektoderms entstünden, wird von SCHNEIDER näher begründet, und ihre Herleitung aus indifferenten Zellen wahrscheinlich gemacht. Vorher beschreibt er jedoch kurz den Bau der ausgewachsenen Spermatozoen. Interessant ist eine Bemerkung des Verfassers, dass die Spermatozoen zu Bündeln angeordnet seien, was, wie wir später sehen werden, für *Hydra viridis* jedenfalls nicht zutrifft.

Den indifferenten Zellen des Ektoderms widmete SCHNEIDER seine besondere Aufmerksamkeit, und es gelang ihm, aus ihnen die Entstehung der verschiedenen Formelemente des Ektoderms, wie Nessel-, Ganglien-, Sperma- und Eizellen nachzuweisen, obgleich seine Ausführungen über die Entstehung der Ursamenzellen aus dem indifferenten Gewebe nicht sehr eingehender Natur sind. Über die Entwicklung der indifferenten Zellen innerhalb des Hodens macht SCHNEIDER die sehr allgemein gefasste Angabe, dass sie in eine größere Anzahl von Theilstücken zerfielen, bis sie ungefähr die Größe

von Spermatozoenköpfchen erreicht hätten. Dies sind die hauptsächlichsten, von SCHNEIDER über die Bildung der Spermatozoen mitgetheilten Daten, und es ist ihm darin beizupflichten, dass die Entwicklung der indifferenten Zellen zu Spermatozoen einer sorgfältigeren Untersuchung bedarf, als es ihm selbst möglich war, sie zu geben. Dies betrifft ganz besonders die Samenbildungszellen in ihren verschiedenen Phasen, nach welcher Richtung SCHNEIDER's Beschreibung eben so belanglos für die feineren Vorgänge der Spermatogenese wie die Beobachtungen KLEINENBERG's sind. Die Beobachtungen NUSSBAUM's über die Geschlechtsprodukte von *Hydra* ergänzen diejenigen KLEINENBERG's und C. SCHNEIDER's, besonders auch in biologischer Hinsicht. Auch er legt in Übereinstimmung mit den beiden vorgenannten Autoren ein großes Gewicht auf das indifferente Zellenlager, welches die Grundlage des Ektoderms bildet und das von ihm das »intermediäre« Zellenlager genannt wird. Hieraus bilden sich nicht nur Nesselkapseln, sondern zu gewissen Jahreszeiten die Urelemente der Geschlechtsprodukte.

Die Angabe, dass bei *Hydra viridis* Hoden und Ovarien von Anfang Juni bis Mitte September zu finden sind, ist im Allgemeinen zutreffend. Dass sich ausnahmsweise bereits von April bis zum Oktober Geschlechtsorgane bei *Hydra viridis* finden, ist schon durch KLEINENBERG beobachtet worden.

Selten finden sich nur einerlei Geschlechtsorgane, sondern bekanntlich kommen sowohl Hoden als auch Ovarien bei einem Thier vor. Bereits KLEINENBERG hat die Frage aufgeworfen, ob Zellen des interstitiellen Gewebes an diejenigen Ektodermstellen, an denen Geschlechtsorgane gebildet werden, hinwanderten, doch wird dieses, wie NUSSBAUM richtig hervorhebt, äußerst schwierig zu entscheiden sein. Auch ich vermochte zu meinem großen Leidwesen dieses Verhalten nicht mit vollständiger Sicherheit festzustellen und verweise übrigens in dieser Beziehung auf meine nachfolgenden Angaben über die Entstehung der Geschlechtsprodukte. NUSSBAUM stellte fest, dass die Ursamenzellen sich durch Mitose vermehren. Die Umbildung der Spermazellen in Samenfäden hat er nicht genauer verfolgt. Interessant ist seine Bemerkung, dass sich nicht das ganze Zellenmaterial des Hodens zu Samenzellen umwandle, sondern etwas der centralen Protoplasmamasse der Cytophore bei den Würmern Ähnliches vorkomme. Alles in Allem sind auch hier, wie wir sehen, die für die Spermatogenese von *Hydra* in Betracht kommenden Untersuchungen nicht ausreichend.

Nur kurz muss ich noch jene Arbeiten erwähnen, die das für die Spermatogenese so überaus wichtige subepitheliale Gewebe in den Kreis ihrer Betrachtung ziehen. So erwähnt JICKELI, dass das subepitheliale Gewebe, welches er in Übereinstimmung mit KLEINENBERG und F. E. SCHULZE »interstitielles« nennt, aus einer großen Menge kleiner zu Gruppen vereinigter Zellen besteht, die einen körnigen Inhalt und nicht selten Theilungsstadien zeigen, so dass er der Vermuthung Ausdruck giebt, man habe es hierin wohl mit lebhaft wachsendem Gewebe zu thun. Ganz denselben Eindruck habe ich ebenfalls von diesen Zellen erhalten.

A. BRAUER ist in seiner Arbeit über die Entwicklung von *Hydra* nicht auf die Vorgänge im subepithelialen Gewebe während der Anfangsstadien der Hodenbildung eingegangen, da seine Untersuchung die Bildung der Ovarien bei *Hydra* betraf, doch sei hier erwähnt, dass auch nach seiner Angabe die Bildung der Ovarien durch eine starke Zellvermehrung in subepithelialen Zellenlagen des Ektoderms eingeleitet wird. Von der Entstehung der interstitiellen, oder wie wir sagen, subepithelialen Zellen des Ektoderms giebt BRAUER folgende Darstellung. Nachdem bereits im Embryo Ektoderm und Entoderm ausgebildet sind, tritt zwischen beiden eine neue, sich dunkler färbende Schicht auf, das subepitheliale Gewebe. Wenn auch BRAUER nicht mit aller Sicherheit nachzuweisen vermochte, dass, entgegen der Ansicht KOROTNEFF's, die subepithelialen Zellen aus dem Ektoderm der Larve hervorgehen, so ist er doch überzeugt, dass es vorwiegend die Ursprungsstätte der interstitiellen Zellen ist, immerhin lässt er die Möglichkeit offen, dass auch das Entoderm an der Bildung dieser Zellen betheiligt sein könnte. Offenbar aber ist BRAUER's Anschauung die richtige, dass die subepithelialen Zellen mehr Beziehung zum äußeren als zum inneren Keimblatt haben. Dass sich außerdem die interstitiellen Zellen sowohl durch ihre subepitheliale Lagerung, wie durch ihren geringeren Umfang, als auch durch die stärkere Färbbarkeit ihrer Kerne und des Protoplasmas leicht von den Deckzellen unterscheiden lassen, ist leicht zu bemerken. Aus BRAUER's Untersuchungen geht weiter hervor, dass das subepitheliale Gewebe hauptsächlich die Ursprungsstätte der Keimzellen ist, und es ergab sich schon aus den vorhergehenden Betrachtungen, dass die hier folgenden Ausführungen ebenfalls zur Stütze dieser Auffassung dienen werden.

Nach den älteren Untersuchungen F. E. SCHULZE's über Hydrozoen, die sich hauptsächlich auf *Cordylophora lacustris* beziehen,

während *Hydra* nur eine geringere Berücksichtigung erfuhr, entstehen die Geschlechtsprodukte ebenfalls im Ektoderm. Nach SCHULZE liegt kein Grund für die Vermuthung vor, dass die Keimzellen durch die Stützlamelle hindurch aus dem Entoderm eingewandert seien. Höchst eingehende Untersuchungen hat bekanntlich WEISMANN über die Entstehung der Geschlechtsprodukte bei den Hydroiden angestellt und ihnen schloss sich eine ganze Anzahl ähnlicher Beobachtungen an, die jedoch ein anderes Moment, nämlich die Wanderung der Keimzellen berücksichtigen und in so fern hier weniger in Betracht kommen.

Die neueste Publikation, welche sich mit der Spermatogenese von *Hydra* befasst, und welche mir zu Gesicht kam, nachdem bereits meine Untersuchungen über diesen Punkt abgeschlossen waren, liegt mir in einer vorläufigen Mittheilung von DOWNING vor. Aus ihr sei erwähnt, dass nach seiner Darstellung die Vermehrung der Spermatogonien durch direkte Theilung erfolgt, was nach meinen Beobachtungen nicht zutrifft, da ich vielfach, wie aus meinen Abbildungen zu ersehen ist, karyokinetische Figuren in ihnen auffand. Weiterhin soll nach ihm die zweite Generation der Spermatocyten fehlen. Ein Blick auf meine Abbildungen genügt jedoch, um ihr Vorhandensein darzuthun. Die Begründung der Auffassung, dass wir es hier thatsächlich mit Spermatocyten zweiter Ordnung zu thun haben, erfolgt weiter unten. Der Übergang der Spermatogonien in die Spermatiden findet durch die Spermatocytegeneration unter dem Zeichen der Reduktions-theilung statt. Verfasser hat sogar die Zahlenreduktion der Chromosomen von 12 auf 6 festzustellen vermocht. So lange die definitive Arbeit und die Abbildungen DOWNING's nicht vorliegen, ist es schwer, ein Urtheil über seine Ergebnisse abzugeben. Übrigens entfernen sich diese Untersuchungen ziemlich weit von dem Ziel der vorliegenden Arbeit, so dass ich hier nicht weiter darauf einzugehen brauche; die Umwandlung der Spermatiden zu reifen Spermatozoen wird ganz speciell von DOWNING beschrieben. Bei der Darstellung meiner Untersuchungsergebnisse werde ich auf DOWNING's Arbeit noch zurückzukommen haben.

Methoden.

Nach Versuchen mit Sublimat, Sublimatalkohol und anderen für die Konservirung von *Hydra* angewandten Mitteln erwies sich die HERRMANN'sche Lösung (Platinchloridosmiumessigsäure) bei Weitem als die brauchbarste Methode. Nicht nur alle Schrumpfungerscheinungen,

die bei Sublimatfixierung unausbleiblich sind, wurden bei Anwendung dieser Methode vermieden, sondern auch die Zellgrenzen traten durch Einwirkung der Überosmiumsäure mit großer Schärfe hervor. Lieferte diese Methode schon an und für sich klare Bilder, so wurde sie noch unterstützt durch HEIDENHAIN's bekanntes Färbungsverfahren (Beizung mit unterschwefligsaurem Eisenoxydammon mit nachfolgender $\frac{1}{2}\%$ iger wässriger Hämatoxylinbehandlung). Keine der anderen Methoden, wie ich sie vielfach zur Anwendung brachte, wie z. B. die Färbungen mit Anilinfarbstoffen, leistete auch nur annähernd gleiche Dienste. Mit besonderer Vorsicht wurde die Übertragung in Paraffin vorgenommen, speciell beim Überführen von Alkohol absolutus in Chloroform.

Dieses geschah sehr allmählich, auch erwies es sich als günstig, die Objekte nur relativ kurze Zeit (30 Minuten) im geschmolzenen Paraffin zu belassen. Es sei noch erwähnt, dass bei dem angewandten Konservierungs- und Färbungsverfahren sehr dünne und gleichmäßig starke Schnitte ganz unerlässlich sind. Sie wurden in der Stärke von 2μ hergestellt.

Die Entstehung der männlichen Geschlechtsprodukte.

Wir werfen zunächst einen Blick auf die hier in Frage kommenden Zellelemente des Ektoderms. Das Ektoderm von *Hydra* besteht aus verschiedenen histologisch-differenzirten Zellelementen, welche CAMILLO SCHNEIDER als Deck-, Sekret-, Nessel-, Ganglienzellen etc., je nach ihrer Bestimmung, bezeichnet. Für die Spermatogenese kommen nur einige dieser Zellenarten, nämlich die Deck-, Subepithelialzellen und die sich aus letzteren bildenden Ursamenzellen in Betracht.

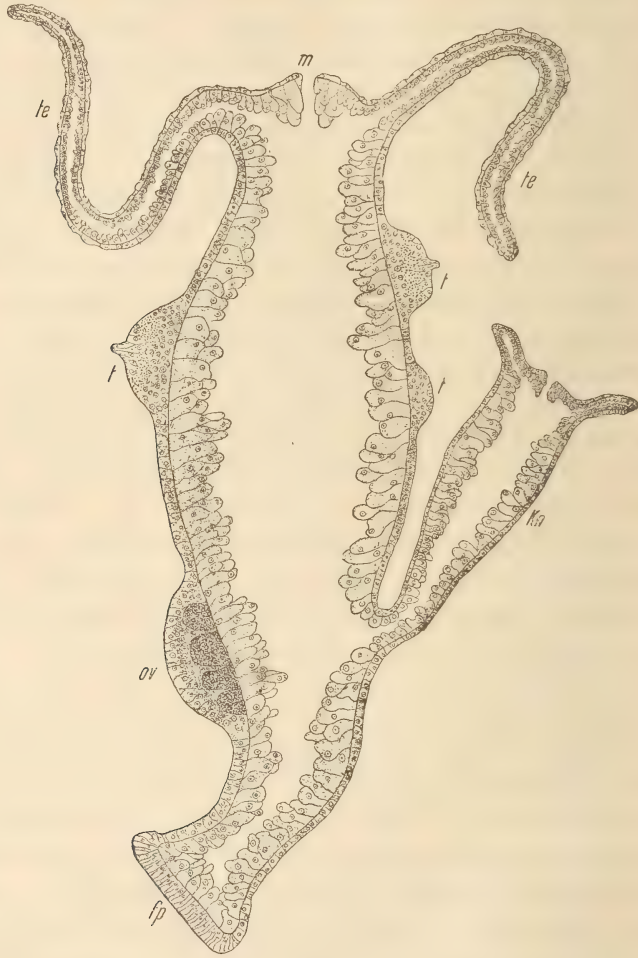
Die von SCHNEIDER genauer beschriebenen Deckzellen finden sich über den ganzen Körper verbreitet. Uns interessiren hier besonders die subepithelialen Zellen, welche sehr zahlreich in der Tiefe des Ektoderms lagern und eben durch diese Lagerung, wie durch ihre Größe und die Struktur ihrer Kerne charakterisirt sind. Zur Zeit der Bildung der Geschlechtszellen nehmen diese Zellen, wie wir weiter unten noch genauer beschreiben werden, in Folge ihrer regen Theilung so stark an Zahl zu, dass sie in größeren Anhäufungen beisammenliegen und die Deckzellen vorwölben, wodurch diese an den betreffenden Stellen mehr oder weniger zu einem plattenförmigen Epithel werden. Hauptsächlich sind es die oberen, d. h. die dicht unterhalb des Tentakelkranzes gelegenen Regionen des Körpers,

welche während der Hodenbildung die reichste Entwicklung der subepithelialen Zellen zeigen.

C. SCHNEIDER bezeichnet speciell diese Formen des subepithelialen Gewebes, aus denen die Urkeimzellen hervorgehen, als indifferente Zellen. Diese sind sowohl ihrer Gestalt als ihrer histologischen Natur nach entschieden die einfachsten Zellelemente der *Hydra*. Sie sind zumeist von rundlicher Form mit verhältnismäßig kleinem Kern, der einen intensiv sich färbenden Nucleolus beherbergt. Wie erwähnt, stellen diese Zellen den Bildungsherd nahezu der gesamten Ektodermzellen dar, so dass aus ihnen sowohl Nessel-, Ganglien-, Sperma- und Eizellen hervorgehen können. Auch nach meinen Beobachtungen ist es sehr schwer, zu entscheiden, ob man es gegebenenfalls in diesen indifferenten Zellenhaufen mit Bildungsherden einer oder der anderen der oben genannten Zellformen zu thun hat. Zunächst erscheint es unmöglich, an einem solchen indifferenten Zellenhaufen zu entscheiden, ob es sich um eine junge Hodenanlage oder vielleicht um ein anderes Ektodermgebilde handelt. Ob auch Deckzellen sich aus diesen indifferenten Zellen herausbilden können, lassen wir dahingestellt sein. Es sind also die »indifferenten« subepithelialen Zellen, welche die Keimzellen liefern. Dies geht aus meinen eigenen Untersuchungen wie aus den Angaben früherer Autoren hervor. Immerhin wäre jedoch die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, dass die Zellen, aus welchen jene subepithelialen Zellkomplexe hervorgingen, aus anderen Regionen des *Hydra*-Körpers herbeigewandert seien. Diese Annahme ist an und für sich nicht so unwahrscheinlich, da nach den erwähnten Untersuchungen WEISMANN's bei anderen Hydroidpolypen solche Wanderungen der Keimzellen thatsächlich vorkommen. Für *Hydra* halte ich nach meinen Beobachtungen eine solche Wanderung der Keimzellen für ausgeschlossen, vielmehr entstehen dieselben nach meinem Dafürhalten an Ort und Stelle aus dem darunter liegenden subepithelialen Zellengewebe. Ich erwähne, dass ich auf diesen wichtigen Punkt mein besonderes Augenmerk richtete.

Die Stellen, an denen die männlichen Geschlechtszellen entstehen, entsprechen also der Lage der ausgebildeten Hoden. Diese finden sich, wie bekannt, im Allgemeinen unter dem Tentakelkranz, rücken aber dann naturgemäß auch weiter am Körper hinunter, wenn ihre Zahl eine größere wird. Sehr junge Hoden lassen sich äußerlich noch nicht erkennen, bis schließlich in Folge der starken Zellwucherung eine Vorwulstung und am Ende die charakteristische

mammaförmige Gestalt des Hodens hervortritt (Textfig. 1 und Fig. 10 Taf. V). *Hydra* ist bekanntlich Hermaphrodit und so finden sich an seinem Körper außer den Hoden noch Ovarien, wenn der Polyp



Textfig. 1.

Längsschnitt einer *Hydra*, die sich in geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung befindet; in etwas schematisirter Darstellung nach einem Schnitt gezeichnet, welcher gleichzeitig mehrere Hoden (*h*) in etwas verschiedenen Entwicklungsstadien, ein Ovarium (*ov*) und eine Knospe zeigte. *fp*, Fußplatte; *kn*, Knospe; *m*, Mundöffnung; *te*, Tentakel.

nicht, wie es ebenfalls vorkommt, nur männliche Geschlechtsorgane erzeugt.

Für die Ovarien gilt dasselbe wie für die Hoden. Sie treten ebenfalls in ihren frühen Entwicklungsstadien wenig hervor, sondern

erst, wenn die Eier größer werden und dann eine oft sehr umfangreiche Hervorwölbung erfolgt.

Im Allgemeinen pflegt die *Hydra* entweder der geschlechtlichen oder der ungeschlechtlichen Fortpflanzung obzuliegen, doch treten gelegentlich auch Polypen auf, bei denen beides der Fall ist, und ich gebe beistehend einen etwas idealisirten Schnitt durch ein solches Individuum von *Hydra viridis*, welches gleichzeitig eine Knospe, das Ovarium und mehrere Hoden erkennen lässt (Textfig. 1). Nach dem Vorangegangenen braucht nicht besonders erwähnt zu werden, dass bei *Hydra* von dem Vorhandensein specialisirter Urkeimzellen, die sich von vorn herein von den somatischen Zellen unterscheiden, so weit man dies aus den histologischen Befunden beurtheilen kann, nicht die Rede ist, sondern bei Verfolgung der Entstehung des männlichen Geschlechtsorgans hat man von dem subepithelialen Gewebe auszugehen. Daher sieht man an den Stellen, wo sich später die Hoden finden, zunächst wenig umfangreiche Zellenanhäufungen entstehen (Fig. 1, Taf. V), die als die erste Andeutung der Hodenanlage anzusehen sind. Diese Zellen befinden sich in reger Vermehrung, denn bald nimmt ihre Zahl, wie auch die ganze Anhäufung an Umfang zu. Zwischen den Gruppen der subepithelialen Zellen, die wir jetzt als Keimzellen ansprechen dürfen, findet man die größeren Kerne der Ektodermzellen und speciell über ihnen diejenigen der Deckzellen (Fig. 2). In Folge immer regerer Vermehrung entsteht bald eine ziemlich kompakte Zellmasse, die sich größtentheils aus Ursamenzellen, bezw. aus Spermatogonien zusammensetzt (Fig. 3). In diesen Zellen findet man auch häufiger Mitosen.

Bis zu diesem Stadium (Fig. 3 und 4) braucht äußerlich noch nichts von der Hodenanlage bemerkbar zu sein, doch wird die Zellenanhäufung schließlich eine so bedeutende, dass sie die Oberfläche an dieser Stelle vorzubuchten beginnt (Fig. 5), wodurch der junge Hoden bereits bei makroskopischer Betrachtung als kleiner weißlicher Knopf sichtbar ist. Die weißliche Farbe rührt offenbar davon her, dass hier diese besonders dicht gelagerte Zellmasse vorhanden ist. Über den Keimzellen liegen, wie wir wissen, die zu ihrem Schutz dienenden Deckzellen (Fig. 2—6). Sie sind bedeutend umfangreicher als die Keimzellen, was sich besonders an ihren Kernen erkennen lässt (Fig. 5 und 6). Obwohl sie den Keimzellen aufliegen, erstrecken sie sich offenbar auch zwischen diese hinein, wie man dies auch aus einer Betrachtung der von mir auf Taf. V gegebenen Figuren der jüngeren Stadien der Hodenentwicklung erkennt.

Im Anfang erschienen die Deckzellen mit den gewöhnlichen Ektodermzellen in der Struktur sehr übereinstimmend. Je mehr jedoch der junge Hoden heranzureifen beginnt, wird ihr Inhalt vacuolenreicher und die Zellgrenzen erscheinen undeutlicher; von den Keimzellen sind die Deckzellen also durch ihre differente histologische Struktur zu unterscheiden. An der Begrenzung des Hodens gehen sie allmählich in das gewöhnliche Ektoderm über, während die geschlossene Zellenmasse der Keimdrüse sich jetzt bedeutend schärfer von ihm abhebt (Fig. 6).

Das Keimlager ist während der ganzen Bildung seiner Zellen durch eine scharfe Grenze, welche von der Stützlamelle gebildet wird, vom Entoderm abgeschlossen (Fig. 1—6), so dass schon aus diesem Grunde eine Entstehung der Keimzellen von den Zellen des inneren Blattes ausgeschlossen erscheint.

Die weitere Ausbildung des Hodens.

Schon bei seiner Anlage kann der Hoden ziemlich ausgedehnt sein, d. h. eine relativ breite Fläche im äußeren Blatt einnehmen (Fig. 4 und 5), so dass er bei weiterer Zunahme seines Umfangs weniger in die Breite wächst, als sich nach außen hin vorwölbt. Er beginnt also jetzt zu einer hügelförmigen Erhebung am Körper zu werden (Fig. 5—7). Wenn der Hoden dann eine gewisse Stufe der Ausbildung erreicht hat, bildet sich auf der Mitte seiner äußeren Fläche durch Vordrängen einiger Deckzellen eine kleine Spitze (Fig. 8), wodurch eben sein mammaartiges Aussehen hervorgerufen wird.

Die unterscheidenden Merkmale der Urkeimzellen von den subepithelialen Zellen sind naturgemäß nur sehr geringe, wie wir sahen; auch im Umfang bleiben sie ihnen zunächst ziemlich gleich. Wenn ihre Zahl sich vergrößert hat, wachsen sie auch mehr heran, und wir sprachen von ihnen nunmehr als von Spermatogonien. Ihre Kerne erscheinen bald wesentlich größer als die der subepithelialen Zellen und ihr Plasma färbt sich dunkler und intensiver als bei jenen (Fig. 4). Sie vermehren sich in den Keimstätten so stark, dass sie sich gegenseitig beengen und zusammendrängen, wodurch sie auf den Schnitten meistens eckig gegen einander abgeplattet erscheinen (Fig. 5 und 6), während die subepithelialen Zellen in Folge ihrer zerstreuten Lagerung eine mehr rundliche Form zeigen.

Die Spermatogonien liegen im Hoden der Stützlamelle dicht an, und in Folge ihrer lebhaften Vermehrung findet man hier des öftern

Mitosen (Fig. 6). Die Chromosomen liegen freilich sowohl in den Aquatorial- als auch in den Tochterplatten so dicht zusammen, dass mir ihre Trennung nicht möglich war und eine Zählung derselben auf große Schwierigkeiten stieß.

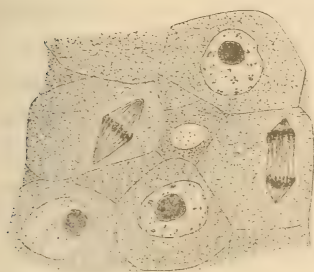
Die Schicht der Spermatogonien ist in den jungen Hoden in deren ganzer Ausdehnung ungefähr gleich dick (Fig. 5—7), während sie in älteren Stadien in zusammenhängender Schicht nur auf dem Grunde des Hodens und an seinen Seitentheilen zu finden sind (Fig. 10). Mitunter wohl hauptsächlich in den ältesten Hoden, bilden sie mitten zwischen den Spermatocyten liegende Zellkomplexe, gewissermaßen Inseln von Spermatogonien. Sie sind selbst in diesem Falle noch leicht von allen anderen Elementen der Keimdrüse in Folge ihrer Größe und ihres intensiv gefärbten großen Nucleolus sofort kenntlich, so dass eine Verwechslung mit den anderen Zellenelementen des Hodens ausgeschlossen ist. Ihr Übergang zu den Spermatocyten erfolgt naturgemäß allmählich, so dass erst auf weit vorgeschrittenen Stadien, sobald die Spermatocyten sich stark vermehrt haben, eine Unterscheidung in Spermatocyten- und Spermatogonienschichten möglich ist (Fig. 7 und 8). Nach außen wird die Spermatogonienschicht des jungen Hodens durch eine Schicht von vacuolenreichen Deckzellen abgeschlossen. Von der äußeren Form des Hodens auf seinen Reifezustand schließen zu wollen, ist trotz der vorstehend geschilderten Entwicklung desselben nicht immer ausführbar. Mit der Vermehrung der Spermatogonien tritt wohl im Allgemeinen ein stärkeres Wachstum des Hodens ein, jedoch braucht er sich nicht immer dementsprechend nach außen vorzuwölben (Fig. 7), sondern kann unter Umständen noch mehr flächenhaft ausgebreitet bleiben. Andererseits enthalten hoch vorgewölbte Hoden zuweilen nur relativ frühe Stadien der Spermatogenese (Fig. 8). Hierbei spielt übrigens auch der Kontraktionszustand des Körpers eine gewisse Rolle.

Im Allgemeinen findet man in den weiter in der Entwicklung vorgeschrittenen Hoden folgendes Bild. Unter den Deckzellen erscheint das Zellenmaterial in zwei Zonen angeordnet (Fig. 7), die sich, je älter die Hoden werden, um so deutlicher ausprägen beginnen. Die zu unterst dicht an der Stützlamelle liegende Schicht (Fig. 7) besteht aus denselben Zellen, die wir bereits als Spermatogonien beschrieben haben (Fig. 6), Zellen mit verhältnismäßig großen, hellen Kernen und intensiv sich färbendem Nucleolus. Sie bilden eine wohl erkennbare, wenn auch nicht eine so dicke Zellschicht wie im jüngsten Hoden; über ihnen liegt eine aus ihr hervor-

gegangene, deutlich differenzirte zweite Schicht, die Spermatocyten erster Ordnung (Fig. 7 und 8). Die Spermatogonien pflegen bekanntlich nach einer Ruhepause, und nachdem sie so zu den Spermatocyten I. Ordnung sich ausbildeten, in eine neue Vermehrungsperiode einzutreten, um die Reifungstheilungen zu durchlaufen (Fig. 7 und 8). Man sieht die Zellen jetzt in so überaus reger Theilung, dass nahezu keiner ihrer Kerne sich in Ruhe befindet, wodurch die erwähnte Spermatocytenschicht ihr überaus charakteristisches Gepräge erhält. Es wäre nun wünschenswerth erschienen, gerade bezüglich dieser Stadien, in den sich theilenden Kernen die Zahl der Chromosomen festzustellen, um etwas Näheres über die Reduktionsfrage bei *Hydra* zu erfahren. Leider war dies bei der von mir untersuchten Form bei Anwendung der Eingangs erwähnten, so weit für das Studium dieser Dinge sehr geeigneten Methoden unmöglich, da die Zellelemente des *Hydra*-Hodens hierfür zu klein sind, und außerdem die dichte Zusammenlagerung der Chromatinfäden innerhalb des sich theilenden Kernes sich als zu ungünstig erwies. Ich habe mich also aus diesem Grunde darauf beschränkt, die Spermatocytenschicht als solche festzustellen.

In den Hoden mittlerer Stadien (Fig. 9) bemerkt man über der großkernigen, dunkelgefärbten Spermatocytenschicht, nachdem dieselbe eine gewisse Entwicklung erreicht hat, einzelne Zellen, die sich nicht unwesentlich von dieser Schicht unterscheiden. Sobald sie erst in größerer Menge auftreten und eine differente Zellschicht zu bilden beginnen, sind sie leichter und bereits bei schwächerer Vergrößerung zu erkennen (Fig. 9 und 10). Sie sind durch mitotische Theilung aus den Spermatocyten hervorgegangen, und sind im Gegensatz zu der Gruppe der älteren großen Spermatocyten als Spermatocyten II. Ordnung anzusehen. Sie sind ungefähr nur halb so groß, als die I. Ordnung, wozu auch die Größe ihrer Kerne im Verhältniß steht. Ich bilde einige der in Theilung befindlichen Spermatocyten I. und II. Ordnung ab, aus denen man die Größenunterschiede sowohl der Zellen, wie auch ihrer mitotischen Figuren ohne Weiteres erkennt (Textfigur 3—5 u. 6—8). Die Fig. 8 zeigt die in *a* abgebildete, noch größere Spindel der Spermatogonien, in *b* die Spindel der Spermatocyten I. Ordnung und in *c* diejenige der Spermatocyten II. Ordnung. In Fig. 2 erkennt man gleichzeitig den bedeutend größeren Umfang der Spermatogonien. Ich gebe gern zu, dass dies an und für sich nicht beweisend wäre, aber der Unterschied in der Gesamtheit der Spermatocyten I. und II. Ordnung, d. h. die Differenz der Schichten, in denen

sie sich zusammenlagern, ist so auffallend, dass dies nicht auf Zufall beruhen kann (Fig. 8—10). Gewiss wäre für einen völlig sicheren und einwandfreien Nachweis der Spermatocyten I. und II. Ordnung eine Zählung der Chromosomen in ihren Kernen erforderlich; es mag sein, dass diese bei anderen *Hydra*-Species ausführbar ist, an dem mir zu Gebot stehenden Material gelang sie, wie gesagt, nicht, und muss ich es also bei den angegebenen Größendifferenzen in der Unterscheidung der Spermatocyten I. und II. Ordnung bewenden lassen.



Textfig. 2.



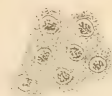
Textfig. 3.



Textfig. 4.



Textfig. 5.



Textfig. 6.



Textfig. 7.



Textfig. 8.

Textfig. 2. Spermatogonien in indirekter Theilung und im Ruhestadium. — Textfig. 3—5. Spermatocyten I. Ordnung in indirekter Theilung. — Textfig. 6 u. 7. Spermatocyten II. Ordnung in indirekter Theilung. — Textfig. 8. *a*, Spindel einer einzelnen Spermatogonie bei stärkerer Vergrößerung. *b*, Spermatocyte I. Ordnung, d dessgleichen. *c*, Spermatocyte II. Ordnung, d dessgleichen. Sämmtliche Figuren sind mit dem ZEISS'schen Zeichenprisma bei einer Tubuslänge von 150 mm mit Komp.-Oc. 12 und mit ZEISS homogener Immersion 2 mm Ap. 1,30 in der Höhe des Objekttisches gezeichnet worden. Bei Textfig. 8 wurden die Zeichnungen auf dem Arbeitstisch entworfen.

Es ist dies zweifellos ein Mangel, und zwar um so mehr, als DOWNING ganz neuerdings in den Spermatogonien und Spermatocyten von *Hydra* die Chromosomenzahlen feststellen konnte. Offenbar muss er eine hierfür günstigere Art untersucht haben, oder es gelang ihm, hierfür bessere Methoden zu finden.

DOWNING giebt an, dass die Spermatogonien 12, die Spermatocyten 6 Chromosomen besitzen; offenbar liefern diese Tetraden, denn er spricht weiter von 48 Chromomeren in den Spermatogonien und 24 Chromomeren in den Spermatocyten. Ich musste hierauf etwas

näher eingehen, weil DOWNING das Vorhandensein einer zweiten Spermatocytengeneration in Abrede stellt. Da ihm die Zählung der Chromosomen gelang, ist er zwar in einer günstigeren Lage, man wird aber trotzdem diese Angabe nicht für wahrscheinlich halten können, da sie nicht mit dem übereinstimmt, was man von anderen Formen kennt, und da auch meine Beobachtungen für das Vorhandensein zweier Generationen von Spermatocyten sprechen.

Die Spermatocyten zweiter Ordnung bilden eine gut erkennbare und von den Spermatocyten erster Ordnung deutlich abgegrenzte Schicht, wenn diese auch niemals dieselbe Dicke und Ausdehnung erreicht. Mitunter durchsetzen sie in gleichmäßiger Dicke den ganzen Hoden, häufiger jedoch liegen diese Zellen an den Rändern in größerer Anzahl, so dass sie wallartig das Centrum des Hodens umgrenzen. In der Mitte der Keimdrüse ist dann ihre Abgrenzung verwischt, und sie finden sich mit Spermatiden und deren Reifestadien untermischt vor. Häufig liegen einzelne ihrer Ausläufer zwischen den Spermatiden dicht unter den Deckzellen des Hodens.

Es sei hier noch ein eigenthümliches Verhalten der Struktur des Hodens erwähnt. C. SCHNEIDER und NUSSBAUM schrieben den älteren Hoden eine fächerförmige Struktur zu, die von protoplasmatischen Strängen herrührt, welche das Innere des Hodens septenartig durchsetzen. Auch mir ist diese Struktur, welche von den Deckzellen des Hodens, die tief in das Innere desselben hineinragen, auszugehen scheint, aufgefallen. Sie sondert durch diese fächerförmige Anordnung Zellreihen von einander, die zu unterst Spermatogonien in geringerer Zahl, und darüber, allmählich an Menge zunehmend, Spermatocyten und schließlich Spermatiden und Spermatozoen birgt. Man hat den Eindruck, als wären die Zellen innerhalb einer solchen Fächerabtheilung Descendenten einiger weniger Urkeimzellen.

Über den Spermatocyten II. Ordnung und je nach dem Reifezustand des Hodens in größerer oder geringerer Menge finden sich die Spermatiden. Die stärkeren dunkel gefärbten Chromatinelemente machen den Kern der Spermatide so überaus charakteristisch, dass er schon bei flüchtiger Betrachtung ohne Weiteres in die Augen fällt (Fig. 10). Die chromatische Substanz macht dann die weiteren Umwandlungen durch, indem sie sich zu dem zukünftigen Spermatozoonkopfe verdichtet. Der Kern wird oval, mitunter gerstenkornförmig und rückt an die Peripherie der Zelle oder aber, was auch möglich ist, das Plasma des Zelleibes beginnt nach der einen Seite hinunterzuwandern, wodurch Kopf und Schwanz des zukünftigen Sperma-

tozoons in der Anlage gegeben sind. Der Kopf gewinnt bald eine zuckerhutförmige Gestalt, dadurch dass er sich an einem Pol abstumpft. An ihm lässt sich sehr bald eine stärker lichtbrechende, von Zellplasma wohl unterscheidbare Substanz erkennen, das zukünftige Mittelstück des *Hydra*-Spermatozoons. Bis ins Einzelne habe ich diese Vorgänge nicht verfolgt, da sich das vorliegende Objekt wegen der Kleinheit seiner Zellen hierfür nicht als günstig erwies, dagegen hat DOWNING diesen Vorgängen besondere Aufmerksamkeit zugewandt, und es kann daher auf seine Beschreibung verwiesen werden.

Die Form des ausgebildeten Spermatozoons tritt an der Spermatide immer deutlicher hervor. Der Kopf wird kleiner und länglicher, er erscheint jetzt tief schwarz gefärbt. Sein Vorderende ist kurz abgestumpft, dicht unter dem Kopfe liegt ein verhältnismäßig breites, plattenförmiges Gebilde, welches sich auf jüngeren Stadien dunkler färbt als der Kopf. Es ist dieses das bereits von C. SCHNEIDER beobachtete Mittelstück. Der Anfangs unregelmäßige und plumpe Schwanz verwandelt sich bald durch Längsstreckung in eine zarte feine Geißel, wodurch die Entwicklung des Spermatozoons abgeschlossen ist.

II. Nährzellen in den männlichen Gonaden von *Aurelia aurita*.

(Taf. VI, Fig. 1—22.)

An die Untersuchung der Entstehung der männlichen Geschlechtsprodukte von *Hydra* schloss ich ähnliche Untersuchungen bei einer Anzahl von Hydroidpolypen und Medusen an, die besonders im Hinblick auf das erste Auftreten der Geschlechtszellen mannigfache interessante Verhältnisse darbieten, bezüglich deren ich freilich meine Untersuchungen nicht weit genug fortführte, als dass ich hier Mittheilungen darüber machen könnte. Durch diese Studien wurde ich bei *Aurelia aurita* auf größere Zellen aufmerksam, die ich vielfach in den reifen Hodenfollikeln zwischen den Spermatidbildungszellen fand. Der Ursprung und die Bedeutung dieser Zellen, die in verschiedener Hinsicht von Interesse sind, sollen im Nachfolgenden ihre Darstellung finden.

Bezüglich der Entstehung der Geschlechtsorgane verweise ich auf CLAUS, dessen Untersuchungen ich, so weit mir diesbezügliche Stadien zu Gesicht gekommen sind, bestätigen kann. Durch Abfaltung der subumbrellaren Entoderm-lamelle bildet sich das sog. Genitalband, eine Falte, welche in das Innere des Gastrovascularraumes vorspringt (s. KORSCHULT und HEIDER, Entwicklungsgeschichte. Allg.

Theil I. p. 301). Aus dem Epithel dieser Falte, und zwar nur aus dem der Subumbrella zugekehrten Blatt derselben, entstehen die Keimzellen, welche aus dem Epithelverband heraus- und in den zwischen beiden Blättern der Genitalfalte befindlichen Raum rücken, um sich hier weiter zu entwickeln. Der Bau der reifen Gonade kompliziert sich dadurch, dass das Genitalband durch das Wachsthum des Keim-epithels vielfache Faltungen und Ausbuchtungen erleidet, wodurch Follikel oder besser gesagt Acini gebildet werden, in denen ausschließlich die Ei- und Samenbildung stattfindet.

Die dem Hoden anliegende Entoderm-lamelle macht sämtliche Faltungen, welche dieselbe im Laufe ihres Wachsthums erfährt, mit, so dass die Acini gruppenweise von einer entodermalen Zellschicht umgeben sind. Ich habe in Fig. 1, Taf. VI einen Theil des Hodens, welcher diese Verhältnisse erkennen lässt, abgebildet. Es sind drei Acini angeschnitten worden, von denen jedoch in Folge Raummangels nur Bruchstücke zur Darstellung gelangen konnten. Die Gallerte umgiebt in Form einer Lamelle (*st*) die Acini (auf der Abbildung in gelber Farbe gehalten), wodurch diese von einander gut getrennt sind.

Das Innere dieser reifen Acini ist mit Samenzellen in allen Entwicklungsstadien erfüllt. Wir bemerken, dicht der Stützlammelle (*st*) anliegend, ein Keimepithel, in dem bei stärkerer Vergrößerung deutlich Zellgrenzen nachweisbar sind (Taf. VI, Fig. 13). Selten trifft man Samennutterzellen in Ruhe an, sondern die Theilungsfiguren herrschen in den meisten Acini vor. Größere und kleinere Zellen innerhalb des Acinus müssen als Spermatocyten aufgefasst werden und zwar als Spermatocyten I. und II. Ordnung, wie sich aus ihren Größenverhältnissen ergibt. Spermatiden (*spt*) und reife Spermatozoen (*sp**) füllen die Mitte der Hodenfollikel aus. Über den Hoden hinweg zieht eine Entoderm-lamelle (*ent*), welche in so fern unser besonderes Interesse in Anspruch nehmen wird, als aus ihr jene großen Zellen (*nx*) hervorgehen, die vielfach außer- und innerhalb der Hodenfollikel gefunden werden und deren Bedeutung wir speciell zum Gegenstand unserer Betrachtung machen wollen.

Die Entoderm-lamelle besteht aus kubischen Zellen von ziemlich unregelmäßiger Begrenzung, die jedoch fest an einander schließen, so dass ein gut ausgebildetes Epithel vorhanden ist (Fig. 1 *ent*). Die Zellen selbst weisen einen ziemlich übereinstimmenden Bau auf. Das Plasma besitzt eine wabige Struktur, welche jedoch sehr verschieden ausgebildet sein kann, so z. B. ist sie häufig nicht erkennbar, da durch Einlagerung von Körnchen die Waben nahezu verdrängt sind.

Die Kerne sind verhältnismäßig groß, von ziemlich gleichmäßiger Struktur und besitzen zumeist einen stark lichtbrechenden Nucleolus (Fig. 3).

An einigen dieser Zellen geht nun ein Umwandlungsprocess vor sich, der damit beginnt, dass gewisse Kerne ein bedeutend stärkeres Färbungsvermögen erlangen, wodurch sie sofort auf den gefärbten Schnitten ins Auge fallen (Fig. 3 *nx*). Augenscheinlich hat sich die Tätigkeit dieser Kerne gesteigert, wie auch die ganze Zelle bald darauf eine bedeutende Zunahme erfährt (Fig. 4 und 5). So weit ich festzustellen vermochte, lagern sich kleine Körnchen im Kern ab, die durch starke Farbaufnahme seine dunkle Färbung bedingen (siehe in den Figg. *nx*). Dies ist der erste bemerkbare Anfang der Umwandlung einer Epithelzelle in eine Nährzelle.

Ich habe mich bemüht, diese Stadien in größerer Menge zu Gesicht zu bekommen, da sie allein über den Ursprung der Nährzellen Aufschluss zu geben vermögen und glaube auf Grund dieser Untersuchung behaupten zu dürfen, dass sie nicht in den Hodenfollikeln, in denen sie später gefunden werden, entstehen, sondern als somatische Zellen im Entoderm, welches die Hodenfollikel überzieht. Die Vermuthung, dass nicht auch an anderen Orten der Meduse, z. B. in der Entodermwand des Magens oder in der Wand des Gastrovascularraumes überhaupt derartige Zellen entstehen können, will ich nicht von der Hand weisen, jedoch kann ich nichts Näheres darüber berichten, da meine jetzigen Beobachtungen nur auf den Hoden Bezug haben.

Sobald sich der Kern der Entodermzelle (Fig. 3 *nx*) durch seine dunklere Färbung vor den übrigen ausgezeichnet hat, beginnt ein starkes Wachstum der Zelle einzutreten. Der Kern vergrößert sich ganz bedeutend und unterscheidet sich nun auch durch seine Größe von den umliegenden normalen Epithelkernen (Fig. 4). Zumeist ist in ihm ein großer Nucleolus vorhanden (Fig. 5 *nc*), jedoch kommen auch Kerne vor, in denen mehrere kleinere Nucleolen liegen (Fig. 4 *nx*). Auch das Cytoplasma scheint eine dichtere Beschaffenheit anzunehmen; jedenfalls wird es stärker färbbar als das der normalen Entodermzellen.

Nachdem die Zelle eine gewisse Größe erreicht hat, beginnt sich ihr Zusammenhang mit den umliegenden Epithelzellen zu lösen. Es treten Lücken zwischen der Nährzelle und den danebenliegenden Zellen auf (Fig. 4 *nx*), und die Zelle wird durch ihr starkes Wachstum aus dem Epithel herausgedrängt [siehe in Fig. 1, die in der

Entoderm-lamelle (*ent*) liegenden Nährzellen (*nx*)]. Von diesem Augenblicke an beginnt die amöbenartige Wanderung der Nährzellen. Die Gestalt der Zelle und des Kernes werden unregelmäßig (Figg. 11 und 12). Vermittels pseudopodienartiger Fortsätze schieben und drängen sich diese großen Zellen zwischen dem Entoderm und den Hodenfollikeln dahin (Fig. 1 *nx*), bis sie eine Stelle gefunden haben, wo sie die Gallerte, welche die einzelnen Follikel in dünner Schicht umgiebt, durchbrechen können, um in die Follikel zu gelangen.

Dieser Process ist zum Theil aus der Fig. 1 erkennbar, auf welcher Nährzellen (*nx*) in verschiedenen Stadien ihrer Aus- und Einwanderung vorhanden sind.

Ein bemerkenswerthes Verhalten zeigen die Nährzellen, wenn sie auf ihrer Wanderung die Stützlamelle oder das Gallertstroma der gastrogenitalen Lamelle der Subumbrella treffen. Sie bohren sich in die Lamelle ein (Fig. 6—8), um schließlich, von Gallerte vollständig umschlossen, längere Zeit darin zu verweilen. Die Zellen schieben sich, sobald sie die Gallerte berühren, zumeist in charakteristischer Weise seitlich in dieselbe hinein (Fig. 6 *nx*). Häufig folgt dahinter gleich noch eine Zelle, die dann in der vorhandenen Spalte leicht in die Lamelle einzudringen vermag (s. dieselbe Figur). Die Gallerte der Lamelle muss wohl von ziemlich weicher Beschaffenheit sein, da sie nicht nur vollständig die eingedrungenen Zellen umgiebt, sondern auch in ihr deutlich die pseudopodienartigen Fortsätze, welche die Nährzellen in vielen Fällen charakterisiren, erhalten bleiben (Fig. 7 und 8 *ps*).

Wenn wir das Verhalten der Nährzellen weiter im Auge behalten, so können wir häufig den Durchbruch derselben durch die Stützlamelle beobachten. Ich habe in Fig. 9 ein solches Stadium abgebildet. Die Substanz der Lamelle (*st*) ist an der Durchbruchsstelle der Nährzelle (*nx*) verschwunden; man bemerkt ihre beiden Ränder, von denen der eine durch den Druck der Nährzelle umgebogen ist, dicht der Wanderzelle anliegend. Die Fig. 10 stellt ein Stadium dar, auf welchem die Nährzelle die Stützlamelle nahezu durchwandert hat; ihre Ränder erscheinen hier noch getrennt; bemerkenswerth ist die amöbenartige Form der Zelle (Fig. 10 *nx*). Nach erfolgter Durchwanderung scheint sich die Durchbruchsöffnung ohne Weiteres wieder zu schließen, so dass man sehr bald nachher nichts mehr von ihr bemerken kann.

Nachdem wir den Ursprung und die Wanderung der Nährzellen kennen lernten, haben wir ihren weiteren Verbleib festzustellen.

Diejenigen Nährzellen, welche sich zwischen den Acini des Hodens befinden (Fig. 1), wandern schließlich, wie es aus der Figur deutlich zu sehen ist, in die Acini hinein. Sie durchbrechen die Stützlamelle, schieben die Zellen des Keimepithels bei Seite und liegen schließlich mitten im Acinus. Fig. 1 lässt als Übersichtsbild diese Verhältnisse deutlich erkennen. Einige Zellen liegen noch außerhalb des Acinus, zwei durchbrechen gerade die Stützlamelle (*st*), und zwei weitere, von denen sich die eine in Theilung befindet, liegen bereits in den Follikeln. Bei stärkerer Vergrößerung, wie sie Fig. 11 giebt, werden die einzelnen Zellelemente eines Hodenfollikels deutlicher erkennbar. Dicht unterhalb der Stützlamelle (*st*) liegt das Keimepithel (*ke*), dessen große Kerne sich in Vorbereitung zur Theilung befinden. Dem Keimepithel anliegend, sehen wir eine Nährzelle (*nx*) von amöboider Form des Plasmas und des Kernes. Ihre ganze Lage und ihr histologischer Charakter sprechen dafür, dass die Zelle noch nicht lange in dem Acinus liegen kann, sondern erst vor Kurzem eingewandert sein muss. In ihrer Nähe liegen Haufen von Zellen (*spe*), die von mir als Spermatoocyten angesehen werden. Einige dieser Zellen liegen dicht der Nährzelle an. Weiter nach der Mitte des Acinus zu, treffen wir Spermatischen (*spt*) und reife Spermatozoen (*sp**), an denen die Form des Kopfes, das Mittelstück und der Schwanz deutlich erkennbar sind. Die reifen Spermatozoen (*sp**) liegen im Follikel oftmals in bestimmter Richtung angeordnet, jedoch habe ich sie niemals bündelweise angetroffen. Der Kopf des reifen Spermatozoons (Fig. 11 *k*) ist gebogen, so dass die Abbildung, die BALLOWITZ von ihm giebt, nur die Fläche und nicht eine seitliche Ansicht desselben zeigt. Der Kopf geht nach vorn zu in eine sich intensiv färbende Spitze aus, die wohl als Spitzenstück (*sp*) aufgefasst werden muss. Weiterhin ist das Mittelstück (*mst* Fig. 11) in Folge seiner helleren Färbung ohne Weiteres sichtbar. Sogar das Centrosoma tritt deutlich bei der HEIDENHAIN'schen Färbung an den Spermatozoen hervor (Fig. 11).

So weit meine Beobachtungen über Spermatogenese von *Aurelia aurita* reichen, kann ich feststellen, dass die Processe, welche zur Bildung der Spermatozoen führen, im Allgemeinen mit denen, die uns von anderen Wirbellosen und Wirbelthieren bekannt geworden sind, in ziemlich übereinstimmender Weise verlaufen.

Das Keimepithel des Hodens von *Aurelia* habe ich bereits kurz beschrieben und erwähnt, dass nicht immer Zellgrenzen an ihm nachweisbar sind. Sie sind jedoch vorhanden, wie man an jungen Keim-

drüsen deutlich erkennen kann. Auch in Fig. 13 sind neben den Nährzellen (*nx*) deutlich begrenzte Keimzellen (*ke*) sichtbar. Zumeist befinden sich die Zellen in lebhafter Vermehrung, so dass mitunter in den Follikeln überhaupt keine ruhenden Spermatogonien vorhanden sind (Fig. 1 *ke*). Nach dem Inneren der Acini zu liegen häufig Gruppen von größeren und kleineren Zellen, die ich als Spermatocyten I. und II. Ordnung aufgefasst habe (Fig. 18 *spc I* und *spc II*). Das Chromatin in den Kernen der Spermatocyten II. Ordnung verdichtet sich zur Anlage des Spermatozoenkopfes, an dessen einem Pol sich das Spitzenstück in Form eines dunkel gefärbten Kügelchens anlegt, das in einer hellen Partie (vermuthlich der Sphäre) entsteht und das mit dem Kern vermittels eines Stieles in Verbindung steht (Fig. 18 *sp*). Am entgegengesetzten Pol des Kernes liegt ein Körnchen, welches mit dem Schwanzfaden in engster Verbindung steht und das als Centralkörper zu deuten ist (Fig. 11 *spx*). Zwischen dem letzteren und dem Kopfe liegt eine hellere Partie, welche von einem zarten, stark dunkel gefärbten Faden, der mit einer Kernplatte, die die Basis des Kopfes bildet, verbunden ist, durchzogen wird (Fig. 11 *spx*).

Obgleich ich mir nicht verhehle, dass die Schilderung dieser einzelnen Stadien aus der Spermatogenese höchst lückenhafter Natur ist, so lässt sie doch so viel erkennen, dass die Vorgänge in ihren Hauptzügen, wie schon erwähnt, mit den Vorgängen übereinstimmen, wie sie von der Spermatogenese anderer Thiere bekannt geworden sind. In Folge der Kleinheit der Verhältnisse ist das Objekt für das Studium der Spermatogenese ungünstig, doch musste ich diese Angaben zur Erläuterung der mitgetheilten Figuren machen und halte sie auch in so fern für mittheilenswerth, als über die Histogenese der Spermatozoen bei den Cölenteraten bisher noch sehr wenig bekannt geworden ist. Genauer hierüber müsste freilich einer genaueren Untersuchung über die Spermatogenese der Medusen vorbehalten bleiben.

Nach dieser kurzen Abschweifung wende ich mich dem weiteren Verhalten der Nährzellen zu.

Nachdem die Nährzellen (*nx*) in die Hodenfollikel eingedrungen sind, durchlaufen sie verschiedene Veränderungen, welche sie einer Degeneration und allmählichen Auflösung entgegenführen. Ich hatte bereits hervorgehoben, dass die Wanderzellen, sobald sie in den Hoden eingedrungen sind, von den Keimzellen umdrängt werden (Fig. 11). Vielfach streckt die Nährzelle ihre pseudopodienartigen

Plasmafortsätze zwischen die einzelnen Samenelemente aus (Fig. 12), so dass die letzteren, dicht der Zelle anliegend, in den Einbuchtungen des Plasmas beobachtet werden können. Fig. 12 bietet dafür ein instructives Beispiel dar. Auflösungsprocesse lassen sich an dieser Zelle noch nicht bemerken, sondern Plasma, Kern und Zellmembran erscheinen völlig normal. Die nächstfolgenden Stadien jedoch zeigen bereits den Anfang der Auflösung, der von der Oberfläche beginnend, allmählich die ganze Zelle in Mitleidenschaft zieht. Die vier Nährzellen, welche in Fig. 13 *nz* sichtbar sind und die der Follikelwand noch dicht anliegen, lassen bereits bemerkenswerthe Veränderungen ihrer Plasmastruktur erkennen. Das Cytoplasma ist mit vielen Vacuolen (*vc*) erfüllt, besonders an jenen Stellen, welche dem Lumen des Follikels zugekehrt sind. Die Grenzschicht der Zelle wird aufgelöst und gestattet so eine schnellere Degeneration derselben. An einer dieser Zellen (Fig. 13 rechts) ist auch bereits das Plasma stark reducirt. Die Kerne zeigen jedoch bei allen diesen Zellen noch ihr normales Aussehen, auf sie hat sich der Auflösungsprocess noch nicht erstreckt (Fig. 13). Sehr bemerkenswerth für die Bedeutung der Nährzellen ist das Verhalten der Spermatozoen zu ihnen, welche sich nicht nur mit ihren Köpfen den Zellen dicht anlegen (Fig. 13), sondern in vielen Fällen sogar in denselben stecken. Sie drängen sich zwischen die einzelnen Zellen, sogar so weit, dass sie das Keim-epithel (*ke*) berühren und sie die Zellen nahezu vollständig umhüllen (Fig. 13 *spx*).

Nährzellen mit aufgelöster Zellmembran, in denen die Spermatozoen mit ihren Köpfen in größerer Zahl steckten, oder doch auf sie zu gerichtet lagen, sind mir häufig zu Gesicht gekommen (Fig. 14 und 15 *spx*).

Die Auflösung der Nährzellen scheint in gewissen Beziehungen zu der Lagerung der Spermatozoen zu stehen. Wie dieser Vorgang zu erklären ist, lässt sich schwer sagen. Die Auflösung beginnt immer an den Stellen der Nährzelle, an denen die Hauptmassen der Spermatozoen liegen, wie dies z. B. durch Fig. 16 illustriert wird, in der man das Schwinden der festen Zellbegrenzung und die Vacuolisirung des Plasmas an dieser Seite vor sich gehen sieht. Möglicherweise handelt es sich dabei um chemische Vorgänge, welche der Einwirkung der Samenzellen auf die Nährzelle zu Grunde liegen, jedenfalls scheint aber die Substanz der letzteren in Folge dieser Einwirkung aufgebraucht zu werden. Im Umkreis der Nährzelle (Fig. 16 *nz*) liegen Plasmareste (*pl*), welche von bereits zerfallenen

früheren Nährzellen herrühren. Auf den bislang betrachteten Stadien war von einer Auflösung des Kernes der Nährzellen noch nichts zu bemerken; sie erfolgt zuletzt, nachdem das Plasma bereits stark degenerirt ist. Sobald dieser Zustand eintritt (Fig. 17 *n*), verschwindet der Nucleolus, während das Chromatin des Kernes zu größeren Körnchen zusammengeballt erscheint, die bald zwischen sich Vacuolen verschiedener Größe aufweisen. In den meisten Fällen fließen diese Vacuolen zu einer größeren zusammen, die dann undeutlich durch das in groben Körnern angeordnete Chromatin hindurchschimmert. Nachdem die Auflösung der Kernmembran erfolgt ist, vertheilt sich das Chromatin in kleineren Häufchen im Plasma und zerfällt dann sehr schnell, so dass es nicht mehr nachweisbar ist (Fig. 18 *pl*). Die übrigen Plasmareste (Figg. 16 und 17 *pl*) verschwinden ebenfalls allmählich, so dass schließlich die Nährzelle durch vollständigen Zerfall ihre Bestimmung als ernährende Substanz gefunden hat.

Ging aus dieser Beschreibung schon zur Genüge hervor, dass wir es in den großen Zellen, welche sich in den Hodenfollikeln von *Aurelia aurita* finden, thatsächlich mit Nährzellen zu thun haben, so wird der degenerative Charakter dieser Zellen auch weiterhin durch die Art ihrer Vermehrung bestätigt, welche durch Amitose erfolgt. Sobald sie in das Innere der Hodenfollikel einrücken, findet man zahlreiche Amitosen. In Figg. 19—22 gebe ich eine derartige Serie von direkten Theilungen, die ich, wie gesagt, in großen Mengen gefunden habe. In Fig. 19 hat sich der Nucleolus (*nc*) etwas in die Länge gestreckt und der Kern weist schwache Einbuchtungen in seiner Mitte auf. Das Chromatin ist unverändert. Danach beginnt der Nucleolus biskuitförmig zu werden (Fig. 20 *nc*), während die Einbuchtungen der Kernmembran etwas fortgeschritten sind. Am Plasma sind noch keine Veränderungen bemerkbar. Diese treten im nächstfolgenden Stadium (Fig. 21) auf, wo eine leichte rinnenförmige Einschnürung den Beginn der Plasmatheilung ankündigt.

Kern und Kernkörperchen zeigen eine hantelförmige Gestalt. Der Theilungsprocess schreitet nun schnell weiter (Fig. 1 *nx* [unten] u. 22). Der Nucleolus (*nc*) ist bereits vollständig getrennt, während der Kern (*n*) noch einen gewissen Zusammenhang der beiden Hälften erkennen lässt, der aber bald einer vollständigen Zerschnürung Platz macht. Das Plasma lässt eine tiefe, bis auf den Kern gehende Ringfurche erkennen. Auf dem nächsten Stadium ist dann bereits eine vollständige Trennung eingetreten. Wir sehen also, dass eine typische Amitose sich an diesen Zellen abspielt, die, wie oben gezeigt wurde,

einem baldigen Untergang entgegen gehen. Es liegt also hier einer derjenigen Fälle vor, in welchen die Amitose nicht nur einen stark specialisirten, sondern auch degenerativen Charakter der betr. Zellen anzeigt, entsprechend der Anschauung von der Bedeutung dieser Theilungsform der Zellen, wie sie besonders von E. ZIEGLER vertreten wurde.

Besondere Zellen, welche als Nährzellen zur Ausbildung der Samenzellen beitragen, sind aus den Hoden vieler Thiere bekannt, ich erinnere an die Basalzellen der Gastropoden, die Cystenzellen der Insekten und niederen Wirbelthiere, die SERTOLI'schen Zellen der Säugethiere u. A., doch stehen diese Zellen ihrer Herkunft nach in recht naher Beziehung zu den Samenzellen selbst, hier, bei den Nährzellen der *Aurelia*, handelt es sich um Zellen, die von außen her (von der Entoderm lamelle her) in den Hoden einwandern, wobei allerdings zu beachten ist, dass dieser selbst vom Entoderm aus seinen Ursprung nahm. Wenn wir die Sache richtig auffassen, so ist zu sagen, dass in unserem Falle das Entoderm besondere Zellen abgibt, die in den Hoden einwandern und hier zur Ernährung der Samenelemente verwendet werden. Jedenfalls giebt es auch bei anderen Thieren, wie in den Ovarien so auch in den Hoden Nährzellen, die ihre Entstehung nicht wie die meisten derselben auf frühere Keimzellen zurückführen, sondern die unabhängig von solchen aus somatischen Zellen entstanden sind. Derartige Zellen würden dann eine direkte Analogie mit den Nährzellen der *Aurelia* bieten. Es ist durchaus nicht unwahrscheinlich, dass ein weites Zurückverfolgen in der Entwicklung auch die Basal- und Cystenzellen als in ihrer Entstehung different von den eigentlichen Geschlechtszellen erweisen würde, wie sich 'dies in ähnlicher Weise für die Follikelzellen der Insektenovarien ergeben hat.

Suchen wir bei anderen Medusen nach Analogien mit den hier beschriebenen Nährzellen, so sind mir solche aus der Litteratur nicht bekannt geworden, obwohl ich nicht sicher behaupten möchte, dass mir nicht doch in der umfangreichen Litteratur derartige Angaben entgangen sein könnten. Eine Beschreibung, die eine zweifellose Ähnlichkeit mit dem hier Dargebotenen besitzt, der aber von ihrem Autor eine völlig andere Deutung gegeben worden ist, finde ich in METSCHNIKOFF's: Embryologischen Studien an Medusen. Er beschreibt sowohl im Ovarium als auch im Hoden von *Cunina* große Zellen von amöboider Beschaffenheit und mit der Fähigkeit aktiver Wanderung. Ganz ähnliche Zellen fand er auch in der anliegenden Entoderm-

lamelle und er nahm an, dass es sich um Keimzellen handelt, welche aus den Genitalorganen in das Entoderm bezw. auch in die Gallerte ausgewandert sind. Diese Zellen lässt er dann, was hier nur nebenbei gesagt sei, eine sehr merkwürdige Umwandlung und besondere Entwicklung (Vermehrung der *Cunina* durch Sporogonie) durchmachen. Uns interessirt hier nur, dass er diese Zellen, welche mit den vor mir bei *Aurelia* aufgefundenen, die größte Ähnlichkeit haben, aus den Genitalorganen in die umgebenden Partien der Meduse auswandern lässt, der umgekehrte Weg also wie derjenige, den ich ihnen zuschreiben und wie ich glaube, mit einiger Sicherheit nachweisen konnte. In einer Beziehung unterscheiden sich jedoch die Wanderzellen von *Cunina* von denen bei *Aurelia*. Während die letzteren sich durch Amitose vermehren, bildet METSCHNIKOFF von *Cunina* derartige Zellen mit deutlichen Mitosen ab. Eine Vermittlung zwischen diesem abweichenden Verhalten der Kerntheilung beider Formen ließe sich vielleicht darin finden, dass sich auch die Nährzellen von *Aurelia*, so lange sie noch im Entoderm liegen, auf mitotischem Wege theilen. Ich kenne leider das von METSCHNIKOFF untersuchte Objekt nicht, die Übereinstimmung, die jedoch hier vorzuliegen scheint, lässt mich vermuthen, dass bei *Cunina* ähnliche Verhältnisse wie bei *Aurelia* und vielleicht auch bei anderen Medusen vorliegen könnten und dass ihnen dann allerdings eine andere Bedeutung als die von METSCHNIKOFF vertretene zukäme.

Wie METSCHNIKOFF ließ auch CONANT bei *Charybdaea* große Zellen, welche er in verschiedenen Theilen der Meduse fand, aus den Genitalorganen, speciell den Ovarien, auswandern und hielt sie also für Keimzellen. Seine Fig. 70, Taf. IV, auf der zwei solcher Zellen in der Entoderm-lamelle theilweise enthalten, dargestellt sind, zeigt eine auffallende Ähnlichkeit mit den Bildern, welche ich bei *Aurelia* beobachtete. Dass diese vermeintlichen Eizellen eine Entwicklung durchmachen können, glaubte CONANT auf Grund seiner Beobachtungen (im Gegensatz zu METSCHNIKOFF) nicht. Auch hier möchte ich mit aller Reserve und leider ebenfalls, ohne das Objekt zu kennen, die Vermuthung aussprechen, dass es sich um ähnliche Verhältnisse wie bei *Aurelia* handeln möchte.

Sehr auffallend und besonders bemerkenswerth ist, dass nach den Angaben der beiden genannten Autoren die betr. wandernden Zellen in verschiedenen Theilen des Medusenkörpers, so in der Gallerte und in den Gastralkanälen, auch frei in den Magentaschen gefunden wurden. Hierzu muss ich nach meinen eigenen Beobach-

tungen anführen, dass auch bei *Aurelia* derartige Zellen, wie diejenigen, deren Entstehung im Entoderm und Einwanderung in die Hoden ich hier beschrieb, in Theilen des Gastrovascularsystems vorkommen und zwar unter Umständen zu großen Anhäufungen zusammengelagert, wie ich dies z. B. in Fig. 2, die ich desshalb mittheile, abgebildet habe. Welche Bedeutung dieses Verhalten hat, vermag ich nicht zu sagen; ob diese doch offenbar vom Entoderm herrührenden und von ihm abgelösten Zellen nicht nur in den Genitalorganen die Ernährung der übrigen Geschlechtszellen zu besorgen haben, sondern irgend eine ähnliche Funktion auch im übrigen Körper besitzen, diese Frage vermag ich zu meinem Bedauern nicht zu beantworten und sie muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Jedenfalls aber darf sie ein ganz entschiedenes Interesse beanspruchen, wie schon das Verhalten dieser Zellen im Hinblick auf die männlichen Geschlechtsorgane beweist.

Marburg i. H., im Juli 1902.

Litteratur.

- A. BRAUER, Über die Entwicklung der Hydra. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.
 C. CLAUS, Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Prag-Leipzig 1883.
 FR. CONANT, The Cubomedusae. Mem. from the Biological Laboratory of the Johns Hopkins University. IV, 1. 1898.
 E. R. DOWNING, The Spermatogenesis of Hydra. Science. Vol. XII. No. 293.
 C. JICKEL, Der Bau der Hydroidpolypen. Morph. Jahrb. Bd. VIII. 1883.
 A. KLEINENBERG, Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.
 A. KOROTNEFF, Beiträge zur Spermatologie. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. 1888.
 KORSCHULT u. HEIDER, Entwicklungsgeschichte. Allgemeiner u. specieller Theil.
 E. METSCHNIKOFF, Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886.
 M. NUSSBAUM, Über die Theilbarkeit der lebendigen Materie. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.
 C. K. SCHNEIDER, Histologie von Hydra fusca mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydroidpolypen. Ibid. Bd. XXXV. 1890.
 F. E. SCHULZE, Über den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. Leipzig 1871.
 A. WEISMANN, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.
 H. E. ZIEGLER, Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung im Thierreich. Biol. Centralbl. XI. Bd. 1891.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V.

Sämtliche Figuren sind mit dem ZEISS'schen Zeichenprisma (Camera lucida) bei einer Tubuslänge von 150 mm mit Oc. 2 und mit ZEISS' homogener Immersion 2 mm Ap. 1,30 gezeichnet worden.

Allgemeine Bezeichnungen:

dx, Deckzellen; *ect*, Ektoderm; *ent*, Entoderm; *spe^I*, Spermatocyten erster Ordnung; *spe^{II}*, Spermatocyten zweiter Ordnung; *spg*, Spermatogonien; *spt*, Spermatiden; *st*, Stützlamelle; *sub.x*, subepitheliale Zellen; *zoch*, Zoochlorellen.

Hydra viridis.

Fig. 1. Schnitt durch die Körperwand dicht unterhalb des Tentakelkranzes mit Anhäufung subepithelialer Zellen (*sub.x*), deren zukünftige Bestimmung aus ihrer Form und Struktur nicht erschlossen werden kann.

Fig. 2. Schnitt durch die erste Anlage eines sehr jungen Hodens. Die Urkeimzellen sind aus subepithelialen Zellen entstanden.

Fig. 3. Etwas weiter in der Entwicklung vorgeschrittener junger Hoden, Urkeimzellen bzw. Spermatogonien (*spg*) und Deckzellen (*dx*).

Fig. 4. Typischer junger Hoden mit Spermatogonien.

Fig. 5. Weitere Ausbildung und starke Vermehrung der Spermatogonien (Deckzellen = *dx*).

Fig. 6. Schnitt durch einen Hoden mittlerer Entwicklung. Erstes Auftreten der Spermatocyten erster Ordnung (*spe^I*).

Fig. 7. Stadium mit Spermatocyten erster Ordnung in reicher Vermehrung.

Fig. 8. Älterer Hoden mit zahlreichen Spermatocyten I. Ordnung, welche wie die Spermatogonien in einer Schicht angeordnet sind (*spe^I*).

Fig. 9. Älterer Hoden mit Spermatocyten II. Ordnung (*spe^{II}*).

Fig. 10. Vollständig reifer Hoden mit Spermatogonien (*spg*), Spermatocyten II. Ordnung (*spe^{II}*), und Spermatiden (*spt*).

Tafel VI.

Allgemeine Bezeichnungen:

ent, Entoderm; *k*, Kopf der Spermatozoen; *ke*, Keimepithel des Hodens; *m*, Muskulatur; *mst*, Mittelstück der Spermatozoen; *n*, Kern; *ne*, Nucleolus; *nx*, Nährzelle; *pl*, Plasmareste der Nährzellen; *ps*, pseudopodienartige Fortsätze der Nährzellen; *schw*, Schwänze der Spermatozoen; *sp*, Spitzenstück der Spermatozoen; *spe^I*, Spermatocyten I. Ordnung; *spe^{II}*, Spermatocyten II. Ordnung; *spg*, Spermatogonien; *spt*, Spermatiden; *spz*, Spermatozoen; *st*, Stützlamelle; *vc*, Vacuolen.

Sämtliche Figuren sind unter Benutzung des ABBE'schen Zeichenapparates entworfen. Jeder Zeichnung ist die entsprechende Vergrößerung beigelegt worden. Es wurden ausschließlich ZEISS'sche Komp.-Oculare benutzt.

Sämtliche Abbildungen beziehen sich auf *Aurelia aurita*.

Fig. 1. Querschnitt durch eine männliche Gonade. Es sind drei Follikel im Schnitt getroffen worden. Ihr Inhalt besteht aus Samenbildungszellen verschiedener Stadien. Aus der die Follikel überziehenden Entoderm lamelle (*ent*) wandern Nährzellen (*nx*) aus, welche sich durch aktive Wanderung (siehe in der Richtung der Pfeile) in das Innere der Follikel begeben, um durch Auflösung zur Ernährung des heranwachsenden Spermas zu dienen. ZEISS, homog. Immers. 2,0 mm, 1,40 Apert. und Komp.-Oc. 6.

Fig. 2. Längsschnitt durch einen Theil des Gastrovasculargefäßes, welches sich in das Geschlechtsorgan fortsetzt. Die Nährzellen (*nx*) entstehen im Entoderm (*ent*), durchbrechen die Stützlamelle (*st*), um in großen Mengen am Gastrovasculargefäß entlang wandernd, schließlich in die Follikel des Genitalorgans zu gelangen. LEITZ, Immers. 1/12 und Oc. 1.

Fig. 3. Partie aus der den Hoden überziehenden Entoderm lamelle (siehe Fig. 1 *ent*). Erste erkennbare Anlage einer Nährzelle (*nx*). LEITZ, Immers. 1/12 und Komp.-Oc. 8.

Fig. 4. Dessgleichen. Die Nährzelle (*nx*) hat sich vergrößert und hat etwas den Zusammenhang mit dem Epithel (*ent*) aufgegeben. LEITZ, Immers. 1/12 und Komp.-Oc. 8.

Fig. 5. Dessgleichen. Die Nährzelle (*nx*) ist stärker herangewachsen. Kern und Nucleolus sind bedeutend größer geworden. LEITZ, Immers. 1/12 und Komp.-Oc. 8.

Fig. 6. Zwei aus dem Epithelverband ausgewanderte Nährzellen (*nx*), welche im Begriff sind, in die Stützlamelle (*st*) einzuwandern. ZEISS, homog. Immers. 2,0 mm, 1,40 Apert. und Komp.-Oc. 12.

Fig. 7. Nährzelle (*nx*) mit pseudopodienartigen Fortsätzen (*ps*), innerhalb der Stützlamelle liegend. ZEISS, homog. Immers. 2,0 mm, 1,40 Apert. und Komp.-Oc. 12.

Fig. 8. Ein ähnliches Stadium wie das vorhergehende. Die Nährzelle (*nx*), welche noch innerhalb der Stützlamelle an Größe zugenommen hat, ist im Begriff dieselbe zu verlassen. ZEISS, homog. Immers. 2,0 mm, 1,40 Apert. und Komp.-Oc. 12.

Fig. 9. Durchbruch einer Nährzelle (*nx*) durch die Stützlamelle (*st*). In der oberen Entoderm schicht liegt noch eine weitere Nährzelle (*nx*) im Epithelverband (*ent*). LEITZ, Immers. 1/12 und Komp.-Oc. 8.

Fig. 10. Die Nährzelle (*nx*) hat die Stützlamelle (*st*) durchbrochen und steht im Begriff ihre Wanderung nach den Hodenfollikeln anzutreten. ZEISS, Immers. 2,0 mm, 1,40 Apert. und Komp.-Oc. 12.

Fig. 11. Nährzelle (*nx*) innerhalb eines Hodenfollikels. Die Zelle scheint erst kurze Zeit vorher eingewandert zu sein und hat noch keine sichtbaren Veränderungen erlitten. ZEISS, Immers. 1/12 und Komp.-Oc. 12.

Fig. 12. Ein ähnliches Stadium wie in der vorstehenden Figur. Die Spermazellen legen sich der Nährzelle dicht an. ZEISS, Immers. 1/12 und Komp.-Oc. 8.

Fig. 13. Beginn der Auflösung einiger Nährzellen (*nx*). Spermatozoen (*spx*) dringen in großer Menge zwischen die Nährzellen ein und umlagern sie. Die Zellmembran wird aufgelöst. Im Plasma beginnen zahlreiche Vacuolen (*vc*) aufzutreten. ZEISS, Immers. 1/12 und Komp.-Oc. 8.

Fig. 14. Nährzelle (*nx*) mit zahlreichen in ihrem Plasma steckenden Spermatozoenköpfen (*spx*). Zellmembran ist vollständig aufgelöst. ZEISS, Immers. 1/12 und Komp.-Oc. 8.

Fig. 15. Nährzelle mit degenerirendem Kern (*n*). Der Nucleolus ist aufgelöst und der Kern ist im Begriff in seinem Inneren eine Vacuole zu bilden. ZEISS, Immers. 1/12 und Komp.-Oc. 8.

Fig. 16. Nährzelle (*nx*), welche nur an derjenigen Stelle, wo Spermatozoen liegen, Auflösung der Zellenmembran und Vacuolenbildung (*ve*) im Plasma zeigt. Im Umkreis der Nährzelle liegen Plasmareste (*pl*), bereits aufgelöster Nährzellen. ZEISS, Immers. 1/12 und Komp.-Oc. 8.

Fig. 17. Nährzelle (*nx*) mit degenerirendem Kern (*n*). Das Chromatin wird körnig und der Nucleolus ist vollständig aufgelöst. ZEISS, Immers. 1/12 und Komp.-Oc. 8.

Fig. 18. Die letzten Reste (*pl*) verbrauchter Nährzellen. Spermatiden (*spt*) umgeben in großer Menge diese Plasmaklümpchen. ZEISS, Immers. 1/12 und Komp.-Oc. 8.

Fig. 19. Nährzelle in amitotischer Theilung. Der Nucleolus (*nc*) hat sich in die Länge gestreckt. Der Kern zeigt schwache Einbuchtungen. ZEISS, homog. Immers. 2,0 mm, 1,40 Apert. und Komp.-Oc. 8.

Fig. 20. Dessgleichen. Der Nucleolus (*nc*) ist hantelförmig geworden. ZEISS, homog. Immers. 2,0 mm, 1,40 Apert. und Komp.-Oc. 8.

Fig. 21. Dessgleichen. Kern (*n*) und Nucleolus (*nc*) sind hantelförmig. Der Zelleib zeigt in der Mitte eine Einschnürung. ZEISS, homog. Immers. 2,0 mm, 1,40 Apert. und Komp.-Oc. 8.

Fig. 22. Dessgleichen. Theilung nahezu vollendet. Der Nucleolus hat sich vollständig getheilt, Kern und Zelleib nahezu.

Sämmtliche Theilungsstadien (Figg. 19—22, stammen aus dem Inneren der Hodenfollikel.

Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Dolomedes fimbriatus* Clerck,

mit besonderer Berücksichtigung der Bildung des Gehirns
und der Augen.

Von

Paul Pappenheim.

(Aus dem zoologischen Institut zu Berlin.)

Mit Tafel VII und VIII.

Biologisch-ethologische Beobachtungen an einheimischen Spinnen.

Zu nachfolgender Untersuchung über die Embryonalentwicklung der Araneen verwandte ich fast ausschließlich die Eier von *Dolomedes fimbriatus* Clerck, einer von SUNDEVALL den Lycosidae zugerechneten Species, die zu den größten einheimischen Spinnen gehört; erreichen doch die Weibchen (in der im Leben eingenommenen Stellung mit den Beinen gemessen) fast 4 cm Länge. Neben den Embryonen dieser Form verwertete ich noch solche von *Agalena labyrinthica* Clerck, einer zur Familie Agalenidae Thor. gehörigen Spinne, die schon wiederholt als Objekt entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen gedient hat; dagegen ist meines Wissens *Dolomedes fimbriatus* bisher nur einmal zum Zweck der Nachprüfung ontogenetischer Befunde mit herangezogen worden, und zwar von KISHINOUE, der seine Untersuchungen aber hauptsächlich an *Agalena labyrinthica* anstellte. Von meiner ursprünglichen Absicht, meine Untersuchungen gleichzeitig an den Vertretern möglichst vieler der bei uns heimischen Araneenfamilien anzustellen, kam ich bald zurück, als ich einsah, dass eine derartige Arbeit zunächst wohl immer eine möglichst gründliche Bearbeitung einer Form erfordert, bevor man daran gehen kann, die gewonnenen Befunde selbständig an anderen Formen nachzuprüfen. Die dadurch meinen Untersuchungen anhaftende Einseitigkeit suchte ich durch möglichst eingehende Berück-

sichtigung der Litteratur wieder wett zu machen. Auch äußere Umstände vereitelten meinen Anfangs gehegten Wunsch. So gelang es mir nicht, einige trüchtige Weibchen von *Atypus*, eines der wenigen in Mitteleuropa vorkommenden Vertreter der *Tetrapneumones* Latr. (= *Parallelodontes* Thor.) in der Gefangenschaft zur Eiablage schreiten zu sehen. Die Eier einiger bereits mit Kokon erbeuteter Weibchen gingen sämmtlich in wenigen Tagen zu Grunde, die einen durch Austrocknen, die anderen an Schimmelbildung, wie es mir auch mit einem großen Theil der Kokons von Kreuzspinnen (*Epeira diademata* Clerck, *Epeira marmorea typica* Clerck, *Epeira marmorea* var. *pyramidata* Clerck) nach dem im Spätherbst erfolgten Tode der Mutterthiere erging, die ich zur Nachprüfung meiner Befunde verwerthen wollte. Aber auch wenn man von solchen, wie mir scheint, ziemlich unvermeidlichen Zufällen verschont bleibt, so hat es meines Ermessens von vorn herein Bedenken auf sich, bei einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung Eier verwerthen zu müssen, die nicht in der Gefangenschaft, also unmittelbar unter den Augen des Untersuchers, abgelegt sind. Wohl immer bleibt man in diesem Falle gänzlich über das genaue Alter der zu untersuchenden Stadien im Unklaren und ist zum Zweck der Bestimmung des Alters allein auf die höchst missliche Schätzung nach dem Stande der Entwicklung angewiesen. Lässt sich aber vielleicht dieser Mangel noch ausgleichen, so ist doch in allen solchen Fällen eine sichere Bestimmung der Artzugehörigkeit der Embryonen meistentheils ausgeschlossen. Bei den Spinnen ist jedenfalls ein sicheres Bestimmen der Kokons sehr erschwert oder überhaupt unmöglich gemacht, wenn es nicht gelingt, mit den Eikokons die zugehörige Mutter gleichzeitig zu erbeuten, was regelmäßig nur in den Fällen möglich ist, in denen während der ganzen Dauer der Entwicklung Brutpflege stattfindet, also nicht bei allen Spinnen. Will man also jeden Zweifel oder Irrthum bei der Bestimmung der zur Untersuchung kommenden Embryonen von vorn herein ausschließen, so ist man genöthigt, nur solche Eier zu verwerthen, die in der Gefangenschaft abgelegt sind, eine Methode, die von dem Untersucher allerdings verlangt, auf die bequemste und müheloseste Möglichkeit der Materialbeschaffung ein für alle Mal zu verzichten. Aus diesem Grunde war es mir ebenfalls nicht möglich, Eier eines Vertreter der *Thomisidae* Sund. zu untersuchen. Denn obwohl ich zahlreiche trüchtige Exemplare verschiedener Gattungen dieser Familie erhielt, kam kein einziges Weibchen in der Gefangenschaft zur Eiablage. Vielmehr gingen sämmtliche

Thiere nach höchstens mehrwöchentlicher Lebensdauer ein, wohl sämtlich in Folge der durch das abnorm lange Zurückhalten der reifen Eier in ihrem Organismus hervorgerufenen Störungen.

Im Gegensatz zu diesen entmuthigenden Misserfolgen glückte mir die Aufzucht von *Dolomedes*-Eiern bis zum normalen Ausschlüpfen der jungen Spinnen außerordentlich gut; ich habe hier alle von mir gehaltenen Weibchen (mit einer einzigen Ausnahme), zur Eiablage schreiten sehen. Vielleicht liegt das daran, dass die Anforderungen, die diese Spinne an die Umgebung stellt, wenigstens annäherungsweise auch bei der Haltung im Zimmer befriedigt werden können. *Dolomedes fimbriatus* findet sich im Freien nach meinen Beobachtungen in recht feuchten, sumpfigen Wäldern, ziemlich während des ganzen Jahres, da die Thiere sicher mehrjährig sind; sie brauchen anscheinend zwei, wenn nicht sogar vielleicht drei Jahre zu ihrer vollständigen Entwicklung. Der Kiefernheide scheint diese Spinne wohl gänzlich zu fehlen. Dagegen findet sie sich nach meinen Beobachtungen in sumpfigen Laubwäldern, hier namentlich in der Nähe größerer, feuchter Waldwiesen. Als eine Hauptbedingung für ihr Vorkommen erscheint mir aber ein möglicher Reichthum an Tümpeln, Gräben mit stehendem Wasser oder auch nicht mehr ganz frisch angelegten »Ausstichen«; diese müssen dicht bewachsen sein und dabei nicht zu steile Ufer besitzen, und eine dem Sonnenlicht wenigstens stundenweise ausgesetzte, freie, das heißt nicht mit schwimmenden Wasserpflanzen bedeckte Oberfläche haben. Die geschilderten Bedingungen dürften für das Auftreten von *Dolomedes fimbriatus* als typisch gelten können. Im Frühjahr, unter gewöhnlichen Witterungsverhältnissen von den ersten Maitagen bis gegen Ende dieses Monats, in Jahren mit kaltem Frühling, wie zum Beispiel im letzten, aber einige Wochen später und bis in die Mitte des Juni hinein, finden sich auf den oben beschriebenen Wasserlachen neben jungen Thieren, die aus dem Sommer des Vorjahres stammen, und größeren, die vielleicht schon zweimal überwintert haben, auch die geschlechtsreifen Exemplare der in Rede stehenden Spinne oft in größerer Anzahl. So beobachtete und sammelte ich sie in den Jahren 1900 bis 1902 wiederholt auf einem kleinen, etwa einen halben Quadratkilometer großen Revier im Forste Brieselang bei Spandau. Hier konnte ich auf zahlreichen, oft nur einige Quadratmeter Oberfläche umschließenden Tümpeln am Rande eines Birkenwäldchens und in unmittelbarer Nähe einer größeren, sumpfigen Waldwiese gelegentlich zahlreiche Individuen der Spinne feststellen. Am schnellsten erkennt man ihr

Vorkommen an einer geeigneten Örtlichkeit an den abgestreiften Häuten, wie sie von den der Geschlechtsreife entgegengehenden Individuen an Halmen, Zweigen oder Blättern bald am Ufer, bald am unmittelbaren Rande des Tümpels oder auch an über die Wasseroberfläche hervorragenden Punkten abgestreift werden. Vor Beginn der Häutung von der Spinne mit einigen Fäden ziemlich gut angesponnen, verlieren die abgestreiften Panzer nach längerem Hängen bald mehr und mehr ihre Befestigung und erregen nun, schon beim geringsten Luftzuge in pendelnde Bewegung gerathend, die Aufmerksamkeit des Beobachters weit eher, als die aus ihnen geschlüpften Thiere. Bei sonnigem und ruhigem Wetter findet man diese selbst fast regelmäßig unmittelbar auf dem Wasser. Hier lauern sie fast regungslos auf Beute, meist mit einem oder mehreren Beinen auf einem im Wasser schwimmenden, trockenen Blatte oder einem ins Wasser eingetauchten Zweige sitzend. Die hierbei noch frei bleibenden, langen und dicht behaarten Beine werden dabei ganz flach über das Wasser ausgespreizt. Durch die so etwas fixirte Stellung scheinen sie gegen das Abtreiben durch den Wind geschützt, was man häufig dann beobachten kann, wenn die Thiere, namentlich die wanderlustigeren Männchen, nach Art der auf dem Wasser lebenden Hydrometriden, auf der Oberfläche geschickt entlang rudern. Meistens aber verharren die erwachsenen Thiere bei sonnigem, windstillem Wetter stundenlang an ein und derselben Stelle, fast ohne ihre Haltung zu verändern. Diese ihnen eigene Regungslosigkeit bewirkt, dass es gar nicht leicht ist, die lebenden Thiere trotz ihrer Größe im Freien überhaupt zu Gesicht zu bekommen. Auch die hellen Längsstreifen, mit denen Cephalothorax und Abdomen bei beiden Geschlechtern geschmückt sind, tragen entschieden mit dazu bei, auf der im Sonnenglanze spiegelnden Wasseroberfläche die Umrisse der sonst dunkelgefärbten Spinne zu verwischen, und ich bin geneigt, gerade diese hellen Längsbinden als Schutzfärbung anzusehen. Man muss die Augen schon auf etwa 1 Meter der Oberfläche nähern, um überhaupt die Spinne zu erkennen, was dem weniger geübten Auge auch dann noch schwer gelingt. Hat sich der Beobachter aber erst einmal an ihre Erscheinung gewöhnt, so ist es nicht schwer, die Thiere an den ihnen zusagenden Örtlichkeiten auch im Leben zu beobachten. Sie leben oft in größerer Individuenzahl dicht bei einander. Begegnen sich dabei zwei Thiere zufällig auf dem Wasser, so erfolgt nach meinen Beobachtungen sofort beiderseitig eine schleunige Flucht. Einen Kampf zwischen zwei Artgenossen habe ich im Freien nie

beobachten können, eben so wenig aber auch in der Gefangenschaft, wenn ich hierbei von einem Fall absehe. Ich hatte beim Fang in der Eile ein Pärchen provisorisch in einem kleinen Transportglase untergebracht, musste die Thiere aber sofort trennen, da das Weibchen entschieden zum Angriff auf das ja gerade bei dieser Form außerordentlich kleine Männchen überging. Im Übrigen aber scheinen die Thiere sich durchaus möglichst aus dem Wege zu gehen, ein Verhalten, wie es unlängst HEYMONS auch für *Galeodes* beschrieben hat. Die scheinbare Geselligkeit dieser Spinnen auf der Wasseroberfläche kommt wohl nur dadurch zu Stande, dass alle ein äußerst reges Nahrungsbedürfnis zeigen, und desshalb bei sonnigem Wetter wohl ohne nennenswerthe Unterbrechung dem Fange ihrer Beutethiere obliegen. Als solche konnte ich Tabaniden und Asiliden feststellen, indessen dürften alle möglichen nicht zu hartschaligen Arthropoden, wenn auch in erster Linie Dipteren, den Bissen von *Dolomedes* erliegen; vermögen die kräftigen Weibchen ja in der Gefangenschaft selbst die ziemlich widerstandsfähigen Mehlwürmer zu überwältigen. Haben sie so im Freien irgend ein Insekt erbeutet, so verlassen sie sofort ihren Standort, um an einer irgend wie durch Pflanzenwuchs geschützten Stelle am Wasserrande oder selbst ganz auf dem Ufer ihre Beute auszusaugen, was je nach der Größe des Opferthieres sehr verschiedene Zeit in Anspruch nimmt, aber nach meinen Beobachtungen bis zu mehreren Stunden dauern kann, was sich auch an gefangenen Exemplaren leicht bestätigen lässt. Eben so flüchten sie auch bei Regen oder starkem Wind fast augenblicklich aufs Trockene und sind dann äußerst schwer zu finden, obwohl sie in der Regel ganz in der Nähe des Tümpels zubringen, allerdings immer gut unter Moos oder abgetrockneten Pflanzen versteckt. Diese Lebensweise dauert bis kurz vor der Ablage der Eier. Noch hochträchtige Weibchen beobachtete ich auf dem Wasser zu einer Zeit, als die Männchen nur noch äußerst spärlich zu finden waren. Ob diese nach vollzogener Begattung gleichfalls, wie die Weibchen es später thun, zu einer rein terrestrischen Lebensweise übergehen, oder schon zur Zeit des Wasserlebens eingehen oder irgend einem Feinde erliegen, vermag ich nicht zu sagen. Thatsache ist, dass sie, wohl eine Folge des anstrengenden Begattungsaktes, sich in der Gefangenschaft ganz im Gegensatz zu den Weibchen stets als äußerst hilflose Thiere erwiesen. Diese dagegen zeigen sich auch während ihrer Trächtigkeitsperiode recht munter und namentlich ziemlich behende. Gerade an zwei schon durch ihr stark geschwollenes Abdomen

leicht kenntlichen Weibchen konnte ich mich davon überzeugen, wie geschickt diese Spinne unterzutauchen vermag, eine Thatsache, die auch z. B. der amerikanische Forscher Mc. COOK erwähnt, wodurch sich kurz hinter einander zwei Exemplare dem Fange erfolgreich entzogen. Auf dem moorigen und mit abgestorbenen Pflanzentheilen bedeckten Grunde eines etwa einen halben Meter tiefen Ausstiches war es mir unmöglich, den Verbleib der Thiere zu ermitteln, eben so wenig, wie lange sie unter Wasser zu bleiben vermögen. (Mc. Cook giebt für *Dolomedes sexpunctatus* 42 Minuten an!)

Die Ablage der Eier dürfte dagegen regelmäßig auf dem Lande erfolgen, wenn ich dies aus Mangel an Beobachtungen im Freien aus dem Benehmen gefangen gehaltener Spinnen schließen darf. Sobald die Weibchen aber erst ihren Kokon tragen, was in der Regel Anfang Juni einzutreten pflegt, findet man sie auch im Freien nie mehr auf dem Wasser. Übrigens begannen zu dieser Zeit auch die Tümpel meines Fundortes regelmäßig auszutrocknen. Wohl aber findet man sie jetzt zuerst noch immer am Ufer herumlaufend, ja, vielfach klettern sie, ihren Kokon fest zwischen den Cheliceren, auf Blättern und Zweigen am Ufer stehender Pflanzen und Büsche umher, hauptsächlich wohl, um sich zu sonnen, was sie, einer vereinzeltten Beobachtung zufolge, gelegentlich auch zur Zeit ihres Wasseraufenthaltes schon in dieser Weise zu thun pflegen. Hierbei können sie eine an die charakteristische Haltung von *Tetragnatha* erinnernde Stellung einnehmen. Dass selbst Weibchen mit ihrem Kokon sich auch geschickt an der Unterseite der Blätter halten können, beobachtete ich wiederholt, wenn ich dieselben fangen wollte. Eben so hindert sie der Kokon auch nicht an der Ausführung von kleinen Luftsprüngen, durch die sie zu entkommen suchen.

Das Nahrungsbedürfnis der Thiere scheint mir dagegen vom Augenblick der Eiablage bedeutend herabgemindert, was ich allerdings nicht aus Beobachtungen an Thieren im Freien bestätigen kann, indessen für durchaus normal anzusehen geneigt bin. Wenigstens verfielen die vorher äußerst gefräßigen Weibchen, die ich monatelang lebendig erhielt, nach erfolgter Eiablage in eine der Nahrungsaufnahme meist abgeneigte Haltung. Trotzdem vermögen sie noch bis zum Winter zu leben; allerdings wird es natürlich gegen den Herbst hin immer schwerer, die nun äußerst spärlich über große Waldgebiete vertheilten Spinnen zu Gesicht zu bekommen.

Viel leichter lassen sich dagegen jederzeit Beobachtungen an gefangen gehaltenen Thieren anstellen, wenn es auch zu weit ge-

gangen hieße, hieraus allein die Kenntnis der Lebensweise dieses Thieres ableiten zu wollen. Diesen Beobachtungen aber überhaupt jeden Werth abstreiten zu wollen, wie es gelegentlich geschieht, erscheint mir indessen gleichfalls verfehlt; vielmehr dürften wohl zur Ergänzung der im Freien gemachten Beobachtungen solche an gefangenen gehaltenen Thieren als geradezu unentbehrlich betrachtet werden.

Die von mir bis zu einem halben Jahre in der Gefangenschaft am Leben gehaltenen Exemplare von *Dolomedes fimbriatus* erbeutete ich sämtlich im Mai 1900 an oben bezeichnetem Fundort; es waren vier Männchen und zehn Weibchen, Zahlen, die dem hier herrschenden natürlichen Verhältnis der beiden Geschlechter annähernd proportional sein dürften. Die Thiere wurden einzeln in flache Glasgefäße mit schräg geneigten Seitenwänden von etwa 3 dem mittlerem Durchmesser gebracht. Diese erhielten zuvor eine Schicht Erde mit reichlichem Pflanzenwuchs und außerdem je ein flaches Uhrschälchen, das täglich mit Wasser gefüllt wurde; nach oben wurden sie durch weiße Gaze verschlossen. Die Fütterung der Spinnen erfolgte täglich, wenn möglich, sogar mehrere Male. Als Futterthiere wählte ich fast ausschließlich Fliegen. Um hiervon immer reichlichen Vorrath zu besitzen, war ich genöthigt, eine Zucht anzulegen, was mir bei der bekannten, blauen Schmeißfliege *Calliphora erythrocephala* Mg., recht gut gelang. Diese wurden von der Spinne, und zwar, was ich besonders hervorheben muss, von beiden Geschlechtern, stets angenommen; die Weibchen erhielten außerdem gelegentlich noch Mehlwürmer, die sie auch meistens ganz gut zu überwältigen vermochten, was den schwächeren Männchen nicht gelang. Überhaupt konnte ich diese kaum einige Wochen am Leben erhalten, eine Thatsache, die weiter unten ihre Erklärung finden dürfte. Alle Spinnen wurden außerdem noch täglich reichlich mit Wasser versehen (ich besprengte zu diesem Zweck einfach die Gazedecke der Gefäße) und stundenlang der vollen Sonnenhitze ausgesetzt. Um den Thieren aber die Möglichkeit zu wahren, sich jederzeit einem Übermaß von Hitze oder Nässe zu entziehen, brachte ich in jedem Behälter ein etwa 1 qdm messendes Stück trockener Borke so an, dass es stets vom Wasser frei bleiben musste und nebenbei etwas Schatten warf, eine Einrichtung, die sich nach meinen Beobachtungen gut bewährte.

So gelang es mir, alle die von mir gehaltenen Weibchen zur Eiablage schreiten zu sehen, was bei allen im Juni erfolgte, und zwar meist in der ersten Hälfte des Monats. In keinem Fall aber

gelang es mir bei *Dolomedes*, eine Begattung in der Gefangenschaft zu beobachten; vielmehr muss ich auch nach dem Verhalten der wenigen von mir gehaltenen Männchen annehmen, dass diese wohl schon früher, in den ersten Tagen des Mai, in der Freiheit erfolgt sei. Übrigens konnte ich den Eintritt der Trächtigkeit ohne vorausgegangene Begattung bei einem Weibchen von *Dolomedes* ein Jahr nach dem Beginn meiner Untersuchungen sicher beobachten; leider aber starb diese Spinne vor der Eiablage, so dass dieser Fall keinen Schluss auf die Möglichkeit des Vorkommens von Parthenogenese bei *Dolomedes* zulässt.

Die Ablage der Eier erfolgt bei *Dolomedes*, wie es scheint, meistens in der Nacht. Nur ein einziges Mal beobachtete ich diesen Vorgang am Tage, konnte indessen auch so genaueren Aufschluss über die Einzelheiten der Erscheinung nicht erhalten. Was ich beobachten konnte, ist Folgendes: Das Weibchen saß auf der Unterseite der Decke des Behälters, also mit dem Cephalothorax nach unten gekehrt, wie es auch POKROWSKI unlängst für *Pholeus* beschrieben hat. In dieser Stellung verfertigte es ein Gespinst von der Form eines Cylindermantels, dessen Achse annähernd senkrecht gedacht werden muss. Die obere Grundfläche des nur in seiner Seitenfläche aus Gespinst bestehenden Cylinders wurde von der Gazedecke des Behälters selbst gebildet, die untere durch die Ventralfläche des dicht aufgepressten Abdomens des Weibchens. In den so abgeschlossenen Hohlraum wurden nun die Eier gelegt, deren Herausfallen anscheinend lediglich durch den Druck des weiblichen Abdomens verhindert wurde. Unmittelbar nach erfolgter Eiablage nahm unter fortwährender Bearbeitung mit den Extremitäten und dem Abdomen der Anfangs cylindrische Kokon nach und nach die Form einer Hohlkugel an, wobei sich seine Größe fortgesetzt verringerte. Es gewährte den Eindruck, als schrumpfte das kugelige Gespinst unter dem Druck der Extremitäten und des Abdomens förmlich zusammen. Wodurch diese Erscheinung hervorgerufen wurde, vermag ich nicht zu sagen. Das Weibchen verhinderte durch sein Abdomen ein genaues Verfolgen der Einzelheiten; hierüber könnten nur neue, lediglich auf diesen Punkt gerichtete Beobachtungen Aufschluss gewähren. Bemerkenswerth erscheint mir, dass die Anfangs rein weiße Färbung der Seide des Kokons schon am anderen Tage die typisch grünliche oder bräunliche Färbung aufwies. Wahrscheinlich dürfte diese durch Pigmente verursacht sein, die der noch flüssigen Seide eingelagert werden und erst unter dem Einfluss der Luft oder des Lichtes oder

vielleicht beider Faktoren ihre Farbe verändern, worüber ich keine Untersuchungen angestellt habe. Unmittelbar nach der Eiablage wird der Kokon von der weiblichen Spinne mit den Cheliceren ergriffen (wobei die beweglichen Klauen je ein Loch in das Gewebe reißen können), und bis einige Tage vor dem Ausschlüpfen der jungen Spinnen, im Ganzen drei Wochen lang, in dieser Haltung herumgetragen. Die Pedipalpen, allerdings ohne Betheiligung der Kauladen, werden dabei gleichfalls mit verwendet, in so fern das Thier sie nämlich der kugeligen Oberfläche des Kokons dicht anpresst. Auch die Beine dürften, wenigstens mit Trochanter und Femur, Einiges zur Fixirung des Kokons beitragen, werden sie doch immer in eigenthümlich gespreizter Haltung von dem Thiere bewegt, eine Stellung, die auch Mc. Cook als besonders auffallend beschreibt. Daher bewegen sich auch die Thiere, so lange sie in Ausübung dieser Brutpflege begriffen sind, bei Weitem nicht mehr so geschickt zwischen den Pflanzen umher, wie früher. Nur wenn sie fressen oder Wasser zu sich nehmen, lassen sie ihren Kokon mit den Cheliceren frei, und befestigen ihn währenddem lose mit einigen Seidenfäden ohne weitere Stütze zwischen Pflanzen oder auch am Abdomen selbst, dies ganz in der Weise, wie es für die anderen Lycosiden als typisch bekannt ist. Dagegen kann ich es nicht bestätigen, dass *Dolomedes fimbriatus* seinen Kokon, wie allerdings zahlreiche andere Spinnen es thun, dauernd an Pflanzen oder Rinde befestigt, eine Angabe, die vielleicht in weiter unten mitgetheilten Beobachtungen ihre Erklärung findet.

Diese ununterbrochene Brutpflege des *Dolomedes*-Weibchens bringt es mit sich, dass von den zahlreichen in den Kokons enthaltenen Eiern in der Regel, wie es scheint, sämmtliche eine junge Spinne ausschlüpfen lassen (das Vorkommen von Missbildungen, wie es jüngst PEREYASLAWZEWA an Phrynidenembryonen feststellte, habe ich hier nie beobachtet). Da nämlich der Kokon fast beständig frei in der Luft suspendirt gehalten wird, und nur gelegentlich in unmittelbare Berührung mit dem Erdboden oder Pflanzentheilen kommt, so ist eine Verunreinigung mit Erde ziemlich ausgeschlossen, womit eine der häufigsten Ursachen der Infektion durch Bakterien, Schimmelpilze und ähnliche Schädlinge fortfällt. Eben so dürfte aber auch bewirkt werden, dass die Embryonen gegen übermäßige Hitze und zu starke Feuchtigkeit geschützt sind. Und schließlich dürfte es auch der fortwährenden Beaufsichtigung des Kokons durch die weibliche Spinne zuzuschreiben sein, wenn die Eier von Insektenfraß verschont bleiben (man denke z. B. an die lediglich auf Spinnenkokons

angewiesenen Larven von *Mantispa styriaca* Pet.). Jedenfalls habe ich unter den zahlreichen von mir verwertheten Eiern nur einen Verlust einiger weniger Embryonen zu verzeichnen, so dass ich zu der Meinung gelangt bin, dass gerade die natürliche Brutpflege eine äußerst schätzenswerthe Hilfe für embryologische Untersuchungen bietet, eine Ansicht, die sich auf die von HEYMONS in seinen Mittheilungen über die an *Scelopendra* gemachten Beobachtungen geäußerte stützen kann.

Erst in der vierten Woche nach der Eiablage scheint diese Form der Brutpflege aufzuhören; wenigstens konnte ich feststellen, dass zu dieser Zeit ein von mir gehaltenes Weibchen seinen Kokon frei zwischen Blättern und Pflanzenstengeln befestigte und in ein ziemlich weitmaschiges und wirres Gewebe einkleidete, ganz wie dies MC. COOK für diese Spinne bereits beschrieben und durch Abbildungen erläutert hat. Dies Gewebe diente dann den nach einigen Tagen (am 26. nach der Ablage der Eier) ausgeschlüpften Jungen zum ersten Aufenthalt. Ob aber die jungen Spinnen noch einige Zeit so vereinigt bleiben und gemeinsam Beutethiere überwältigen, wie es unlängst KATHARINER an *Stegodyphus lineatus* Latr. beobachten konnte, oder bald ihre selbständige Lebensweise beginnen, ist mir leider nicht bekannt. Aus Mangel an Futterthieren für die äußerst zarten, jungen Spinnen musste ich nach einigen Tagen, zu einer Zeit, in der die selbständige Nahrungsaufnahme beginnen dürfte, von dem Versuch einer Aufzucht absehen.

Recht bemerkenswerth erscheint mir, dass die von mir gehaltenen Weibchen, deren Eier ich nach und nach als Untersuchungsmaterial aufbrauchte, fast sämmtlich zu einer zweiten Eiablage schritten. Diese erfolgte meist nach etwa 7 Wochen, bei zwei Exemplaren aber schon 33 und 38 Tage nach der ersten. Da eine nochmalige Begattung der Thiere in der Gefangenschaft nicht stattgefunden hat, so bleiben nur zwei Möglichkeiten bestehen: entweder entwickelten sich die Eier dieses zweiten Eiersatzes parthenogenetisch, oder sie wurden von unverbraucht und lebenskräftig gebliebenem Sperma der ersten Begattung befruchtet. Die Embryonen zeigten auch hier eine anscheinend normale Entwicklung, doch muss ich es auch für diesen Fall unentschieden lassen, ob Parthenogenesis stattgefunden hat oder nicht. Übrigens dürfte auch im Freien eine zweite Begattung nicht stattfinden, da geschlechtsreife Männchen schon Anfang Juli nicht mehr am Leben sind.

Ob diese zweite Eiablage eine normale oder anormale Erscheinung

darstellt, kann ich nicht beantworten; ich möchte nur daran erinnern, ohne indessen irgend welche Folgerungen anschließen zu wollen, dass bei einer systematisch recht entfernten Thierklasse, den Vögeln, bekanntlich bei manchen eine zweite oder dritte Eiablage in Fällen stattfindet, wo aus irgend welchen Gründen die Eier des ersten oder zweiten Satzes nicht zur Entwicklung kommen konnten.

Die Zahl der Eier in einem Kokon von *Dolomedes fimbriatus* beträgt nach den von mir an zehn Kokons angestellten Zählungen durchschnittlich rund 450. Als Maximum notirte ich 533, als Minimum 267. Diese Zahlen beziehen sich indessen sämmtlich nur auf die Eier des je ersten Satzes. Bei der zweiten Eiablage wurden in allen von mir beobachteten Fällen bedeutend niedrigere Werthe erzielt, Werthe, die sämmtlich noch unter dem Minimum des ersten Eiersatzes blieben und im Maximum 212 erreichten. Trotzdem gehört *Dolomedes* jedenfalls zu den durch große Fruchtbarkeit ausgezeichneten Spinnen. Dass diese Form dennoch in der Natur in einer verhältnismäßig geringen Individuenzahl auftritt, findet bekanntlich zahlreiche Analogien.

Methoden der embryologischen Untersuchung.

Die zur Untersuchung zu verwendenden Eier wurden dem (von der weiblichen Spinne durch Bisse vertheidigten) Kokon durch eine zu diesem Zweck hineingeschnittene, kreuzförmige Öffnung entnommen und sofort in eine konzentrirte, wässerige Sublimatlösung von 80° C. gebracht, worin sie 1½—2 Minuten verblieben, um dann in Wasser von Zimmertemperatur übergeführt zu werden. Die Eier, deren Chorion dann noch unversehrt geblieben war, wurden hierauf vorsichtig zwischen zwei Nähnadeln angebohrt, wodurch sie eine oder mehrere feine Öffnungen in der Schale erhielten, ein bewährtes Verfahren, der Konservierungsflüssigkeit ein schnelles Eindringen zu ermöglichen. Bei Eiern, deren Schale während der Fixirung geplatzt war, konnte die Anbohrung unterbleiben. Aus dem Wasser wurden dann die Eier in 43%igen Alkohol übergeführt, nach einigen Stunden in 63%igen und in derselben Weise bis zum Alkohol absolutus gebracht. Nach gründlicher Härtung wurden sie dann wieder in 93%igen Alkohol zurückgebracht und hierin aufbewahrt. Übrigens empfiehlt KISHINOUE statt des Sublimates einfach heißes Wasser, ein Verfahren, das ich aus eigener Erfahrung nicht kenne.

Präparate fertigte ich auf zweierlei Art an: die für das Schneiden vorzubereitenden Eier wurden, bisweilen nach Durchfärbung mit

Boraxkarmin und Entfärbung in schwach salzsaurem Alkohol, in Paraffin eingebettet und mit Hilfe des Mikrotoms in Serienschnitte von $6\ \mu$ Dicke zerlegt. Hierbei erwies sich die Anwendung von Mastixkollodium als unumgänglich nothwendig, um ein Ausspringen des äußerst brüchigen Dotters unter dem Messer zu verhindern. Die Schnittfärbung erfolgte durch Alaunkarmin; die fertigen Präparate wurden in Kanadabalsam eingeschlossen.

Zur Herstellung von Gesammtpräparaten, die zum Verständniss der Schnittserien mir fast unentbehrlich erscheinen, ganz abgesehen davon, dass ich einen großen Theil meiner Befunde lediglich einer Berücksichtigung gerade dieser Art Präparate verdanke, schlug ich folgenden Weg ein: die in alkoholischem Boraxkarmin tagelang durchgefärbten Eier wurden durch eben so langes Verweilen in schwach salzsaurem Alkohol entfärbt. Vielfach wurde dies im Thermostaten vorgenommen, wo sich bei fortwährender Beaufsichtigung des Vorgangs der gleiche Erfolg schon in einigen Stunden erreichen lässt. Nach Abschluss der Entfärbung wurden die Eier in Wasser oder mit Wasser verdünnten 43%igen Alkohol überführt, wo sie 24 Stunden bis 2 Tage verblieben. Dadurch wurde eine Erweichung des Keimstreifens und gleichzeitig eine gewisse Sprödigkeit des Dotters erzielt. So gelang es mir, nach vorsichtiger Schälung der Eier mit Hilfe von Nadel und Pincette die Keimstreifen unter dem Präparirmikroskop in toto abzulösen. Diese konnten dann auf den Objektträger gebracht und unter dem Deckglas von Neuem gehärtet werden, ein etwas mühsames Verfahren, bei dem aber recht brauchbare Präparate zu Stande kommen.

Da die Entwicklung der Embryonen bei *Dolomedes* im Vergleich mit der anderer Spinnen, beispielsweise *Agalena labyrinthica*, ziemlich rasch verläuft, namentlich im Hinblick auf die Entwicklung der äußeren Körperform, so war es nöthig, täglich zweimal je ein Stadium von gleich weit entwickelten Embryonen zu fixiren; ja, ich habe am Schluss meiner Untersuchungen bedauert, nicht noch öfter an einem Tage Embryonen aus einem Kokon fixirt zu haben, wodurch sich die Zusammenstellung einer möglichst lückenlosen Stadienreihe noch würde haben erleichtern lassen. Ist doch die Entwicklung der verschiedenen Theile des Spinnenkörpers durchaus nicht gleichmäßig: während gewisse Organe in ihrer Entwicklung von einem Tage zum andern kaum nennenswerthe Unterschiede zeigen, verläuft die Ausbildung anderer in viel lebhafterem Tempo; beispielsweise vollzieht sich die Bildung der Hauptaugen durch komplizierte Faltungen und

Verschiebungen innerhalb einiger Stunden, während die Anlage und allmähliche Ausbildung der Leber oder des Darmes Tage in Anspruch nimmt, ein Verhalten, welches für die praktische Seite der Untersuchung oft von großer Bedeutung sein kann.

Morphologisch-anatomische Befunde am Embryo von *Dolomedes fimbriatus* Clerck.

Das Ei von *Dolomedes fimbriatus* besitzt, nachdem es den weiblichen Körper verlassen hat, eine kugelige Gestalt. Sein Durchmesser beträgt etwa 1,9 mm; im Leben erscheint es, wie die Eier zahlreicher anderer Spinnen, blass-orange gefärbt, nimmt aber beim Abtöten und Fixiren einen mehr gelblichen Ton an, der durch längeres Liegen in Alkohol mehr und mehr ausbleicht. Sitz der Färbung scheint ausschließlich der Dotter zu bilden, da das Chorion nur eine feine Skulptur, aber keine Farbe aufweist, vielmehr vollständig durchsichtig erscheint. Daher nimmt das lebende Ei auch entsprechend der allmählichen Ausbildung des oberflächlich gelagerten Embryo mit der Zeit einen mehr weißlichen Ton an, was dadurch zu Stande kommt, dass der helle Keimstreifen unter der glasartigen Schale deutlich durchschimmert. Diesen Umstand benutzte schon CLAPARÈDE, als er nach frischen Eiern verschiedener Araneengattungen seine trefflichen Abbildungen herstellte, wobei er sich aber nach seiner eigenen Angabe auf solche Formen beschränken musste, die ein durchsichtiges Chorion besitzen. Neuerdings hat JAWOROWSKI in derselben Weise Theile von Embryonen von *Trochosa singoriensis* Laxm. abgebildet, worauf unten Bezug genommen werden soll. Übrigens wird nach meinen Beobachtungen gerade durch die Fixirung die Durchsichtigkeit der Eischale noch durch eine morphologische Veränderung ergänzt, die gleichzeitig mit dem Farbenwechsel vor sich geht: der im Leben dem Chorion unmittelbar angelagerte Dotter tritt allseitig von der Oberfläche nach innen zurück, so dass das Ei nach der Fixirung eine Hohlkugel darstellt, gebildet aus dem unveränderten Chorion, der eine Vollkugel eingelagert ist von nur 1,7 mm Durchmesser, nämlich der Dotter mit der Embryonalanlage. Auf Schnitten ist daher gewöhnlich der im Umriss kreisförmig erscheinende Embryo mit dem Dotter von einem lichten Randsaume umgeben, der seinerseits nach außen von der im Schnitt als Kreisperipherie erscheinenden Eihülle abgegrenzt wird. Übrigens ist diese auf sämtlichen Figuren nicht mit abgebildet.

Das Innere des Eies scheint im Leben in den ersten Tagen eine

fast flüssige Konsistenz zu besitzen, auch wenn schon das Blastoderm gebildet ist, so lange es noch nicht zur Bildung des verhältnismäßig festen Keimstreifens gekommen ist. Zerdrückt man ein frisch gelegtes Ei vorsichtig zwischen den Fingerspitzen, so zerfließt der ganze Inhalt zu einer flüssigen, breiartigen Masse. Mit der Ausbildung des Keimstreifens nimmt aber das ganze Ei eine deutlich festere Konsistenz an, obwohl der Dotter in der ersten Zeit noch eben so homogen bleibt wie zu Anfang.

Der Keimstreifen des *Dolomedes*-Embryo, wie er sich nach Abschluss der Furchung und Blastodermbildung und nach dem Beginn der Segmentirung am 7. Tage nach der Eiablage darstellt, ist dem kugelligen Ei so aufgelagert, dass die als Kugelfläche zu betrachtende Oberfläche des Eies von der den bilateralen Keimstreifen symmetrisch theilenden Dorsoventralebene in einem größten Kugelkreise geschnitten würde. Vergleichen wir das Ei einem Globus, so verläuft die Medianlinie des Keimstreifens in der Äquatorebene des Globus, die beiden bilateral-symmetrischen Hälften des ersteren dagegen vertheilen sich auf die nördlichen und südlichen Tropen. Diese Art der Lagerung scheint nach den bisherigen Beobachtungen für alle Araneen, ja sogar alle Arachnoiden charakteristisch zu sein, wenigstens ist ein normaler Fall von spiraliger Aufrollung des Keimstreifens bisher für diese Thiergruppe nicht bekannt geworden. Nach oben näher angegebener Methode von dem darunter liegenden Dotter abgelöst und in eine Ebene ausgebreitet, besitzt der Keimstreifen in diesem Stadium, das in der Fig. 1 dargestellt ist, einen annähernd länglich-oblongen äußeren Umriss mit abgerundeten Ecken, bei einer Länge von ungefähr 4 mm und einer Breite von etwa 1 mm. Für letztere aber lässt sich keine genaue allgemeine Angabe machen, weil die äußeren Seitenlinien des Keimstreifens nicht parallel verlaufen, vielmehr nach dem caudalen Pol allmählich konvergiren. Die größte Breite wird im Kopftheil erreicht; das angegebene Breitemaß bezieht sich auf die Gegend des ersten und zweiten Beinpaares.

Mit zunehmendem Alter nimmt die Länge des Keimstreifens noch eine Zeit lang in Folge der successiven Einschaltung neugebildeter Segmente zu, so dass sich auf einem allerdings schnell vorübergehenden Stadium dieser Periode zeitweilig sein caudaler und rostraler Pol in natürlicher Lage am Ei belassen, bis beinahe zur Berührung genähert haben. Dieses Lagerungsverhältnis erfährt aber durch den etwa am 10. Tage eintretenden Vorgang der sogenannten »Umrollung« oder »Reversion« ein jähes Ende. Diese

Erscheinung vollzieht sich bei *Dolomedes* in außerordentlich kurzer Zeit: in nicht mehr als 6 Stunden verwandelt sich der vorher dorsal eingekrümmte, lang wurmförmige Keimstreifen in einen taschenmesserförmig ventral eingeknickten Embryo, der nunmehr ganz beträchtlich an Länge verloren hat und ungefähr die Umrisse eines sphärischen gleichseitigen Vierecks besitzt, wie es die Fig. 2 veranschaulicht. Neben diesen äußeren finden aber auch durchgreifende anatomische Veränderungen und Verlagerungen statt, wodurch der Untersuchung große Schwierigkeiten erwachsen, was weiter unten näher erörtert ist. Betrachten wir vorerst das Stadium der Fig. 1. Der ganze Keimstreifen, ursprünglich einheitlich, wird auf diesem Stadium bereits durch eine mediane Furche in zwei spiegelkongruente Hälften zerlegt. Diese (*s.med.*) beginnt im Kopftheil und reicht auf dem vorliegenden Stadium erst bis in den Anfang des Abdomens. Am vorderen Ende des Embryos liegt der im äußeren Umrisse annähernd halbkreisförmige Kopflappen (*lob.cap.*) in der Mitte durch den hier breit schlitzförmigen Spalt von ellipsoider Gestalt in zwei symmetrische Hälften zerlegt. Irgend welche Niveauverschiedenheiten fallen auf diesem Stadium am Kopflappen noch nicht auf, was besonders hervorgehoben werden soll. Mit ihm noch vereinigt erscheint auf diesem Stadium das erst in der Abgliederung begriffene erste selbständige Segment des Thorax, das Chelicerensegment, welches gleichfalls aus zwei durch den medianen Schlitz getrennten spiegelkongruenten Anlagen besteht, deren jede durch eine nach hinten konvexe, quere Furche, die (zweite) Intersegmentalfurche (*s.is₂.*) von dem folgenden Metamer abgegrenzt erscheint. Unmittelbar am Hinterrand des noch mit dem Kopflappen vereinigten Chelicerensegmentes entspringt rechts und links je ein nach hinten gerichteter, stummelförmiger Fortsatz, der in seinem Bau etwa an einen flachgedrückten und verkürzten Fingerhut erinnert: es sind dies die Anlagen der Cheliceren (*chece.*). Sie wie alle folgenden Extremitätenanlagen lassen in Gesamtmpräparaten, was in den plastischen Figuren nicht dargestellt werden konnte, deutlich eine innere, ihre Form wiederholende Auskleidung durchschimmern, das Cölomsäckchen, was später auf Schnitten dargestellt ist (Fig. 6 und folgende). Auf die das Chelicerensegment nach hinten begrenzende zweite Intersegmentalfurche folgt das gleichfalls zweitheilig angelegte, zweite Segment, das Segment der Pedipalpen. Es besitzt jederseits eine im Schema annähernd rechteckige Gestalt, und zwar verläuft die kürzere Achse des Rechteckes von vorn nach hinten, die längere von rechts nach links. An seinem

Hinterrande entspringen die gleichfalls nach hinten gerichteten, stummelförmigen Anlagen der Pedipalpen (*pepa.*), etwas größer als die der Cheliceren, doch von gleichem Bau. Auch dieses Segment wird in der Mitte von dem nach hinten allmählich verschmälerten medianen Spalt (*s.med.*) durchsetzt. Auf dieses Segment folgt nach hinten die dritte Intersegmentalfurche (*s.is₃.*), worauf das folgende Metamer, das Segment des ersten Beinpaars, folgt. Es gleicht im Bau dem Chelicerensegment, nur in seinen Größenverhältnissen übertrifft es alle vorangegangenen Thoraxsegmente und alle folgenden Metameren. Eben so sind die an seinem Hinterrande entspringenden Extremitätenanlagen, das erste Beinpaar (*pe₁.*) der zukünftigen Spinne, etwas größer als die Pedipalpenanlagen, wenn auch von sonst völlig gleicher Beschaffenheit. In derselben Weise folgen nun die vierte Intersegmentalfurche (*s.is₄.*), das Segment des zweiten Gangbeinpaars mit der Anlage dieser Extremitäten (*pe₂.*), die fünfte Intersegmentalfurche (*s.is₅.*), das Segment des dritten Beinpaars mit Extremitätenstummeln (*pe₃.*), eben so die sechste Intersegmentalfurche (*s.is₆.*), das Segment des vierten Beinpaars (*pe₄.*), begrenzt von der schmalen siebenten Intersegmentalfurche (*s.is₇.*), womit der Thorax endet. Es folgen nun die Abdominalsegmente, in diesem Stadium noch sämtlich durch den völligen Mangel an Extremitätenanlagen gegenüber den Thoraxsegmenten gekennzeichnet, von schmalen Intersegmentalfurchen zerklüftet. Das erste Abdominalsegment (*sg.abd₁.*) wird nur noch in seinen vorderen Theilen von der medianen Furche in zwei Hälften zerlegt, erscheint dagegen am Hinterrande beinahe einheitlich. Hier wird es abgeschlossen durch die achte Intersegmentalfurche (*s.is₈.*), worauf das auf diesem Stadium noch völlig einheitliche zweite Abdominalsegment (*sg.abd₂.*) folgt, fast genau rechteckig im Umriss. So erscheint auch das nächste, dritte Abdominalsegment (*sg.abd₃.*), ist aber an Länge allen übrigen Abdominalsegmenten überlegen und rivalisirt hierin mit den Thoracalsegmenten; vorn und hinten wird es von der neunten bzw. zehnten Intersegmentalfurche (*s.is₉.*, *s.is₁₀.*) begrenzt. Ihm folgt das vierte Segment des Abdomens (*sg.abd₄.*), das letzte, deutlich selbständige dieses Stadiums, am Hinterrande von der elften Intersegmentalfurche (*s.is₁₁.*) abgeschlossen. Das nächste Metamer, das fünfte des Abdomens (*sg.abd₅.*) ist auf dem dargestellten Stadium erst recht undeutlich gegen den letzten Abschnitt des Abdomens, den ungegliederten »Schwanzlappen« der Autoren (*lob.caud.*) abgesetzt. (Offenbar ist der der Figur zu Grunde liegende Embryo gerade im Stadium nascendi dieses Abdominalsegmentes fixirt

worden.) Der Schwanzlappen ist von halbkreisförmigem Umriss und ähnelt darin dem allerdings bedeutend größeren Kopflappen. Er stellt auf dieser Stufe der Entwicklung in seinem vorderen Abschnitt noch den gemeinsamen Bildungsherd aller noch zur Abschnürung gelangenden Metameren dar, so weit diese nicht, wie es für das Chelicerensegment auch der untersuchten Form zutrifft, sekundär aus einer nachträglichen Theilung des Kopflappens hervorgehen, der dadurch in einen sekundären Kopflappen verwandelt wird. — Die Metamerie des Spinnenkörpers prägt sich mithin beim Embryo gerade im Abdomen am deutlichsten aus, während sie beim ausgebildeten Thiere gerade hier völlig verwischt erscheint.

So weit meine eigenen Beobachtungen. Die von mir gegebene Darstellung der Entwicklung von *Dolomedes* deckt sich bisher im Wesentlichen mit den Befunden früherer Autoren. Indessen hat CLAPARÈDE an *Pholcus* eine eigenthümliche Umklappung des Schwanzlappens in rostraler Richtung festgestellt, was später von EMERTON, SCHIMKEWITZ, MORIN und neuerdings wieder von BRAUER am Skorpion beschrieben wurde. Ein solches Verhalten findet, wie aus meinen Abbildungen bereits hervorgehen dürfte, bei *Dolomedes* nach meinen Beobachtungen in keinem Punkte der Entwicklung auch nur annäherungsweise statt. — Wenden wir uns nun einem 24 Stunden älteren Stadium zu, wie es die Fig. 2 darstellt.

Die auf dem Stadium der Fig. 1 noch nicht über das ganze Abdomen ausgedehnte Medianfurche hat jetzt auch das Abdomen bis nahe zu seinem hinteren Ende zerspalten, dabei gleichzeitig in ihrem ganzen Verlaufe außerordentlich an Breite zugenommen. Die vorher noch einander dicht genäherten, symmetrischen Hälften des Keimstreifens klaffen jetzt weit aus einander, besonders in der Gegend der hinteren Gangbeine. In der natürlichen Lage am Ei belassen (die Fig. 2 stellt einen abpräparirten Keimstreifen dar), nimmt der Keimstreifen jetzt einen viel bedeutenderen Raum in Anspruch als vorher. Er bildet jetzt ein über den größten Theil der kugeligen Eioberfläche ausgedehntes sphärisches Viereck mit zwei spitzen Winkeln (Kopflappen, Schwanzlappen) und zwei stumpfen Winkeln (Gegend der ersten Beinanlage jederseits), eine Lagerung, die den Vorgang der Umrollung allmählich anbahnt. Die damit verbundene starke Krümmung der Embryonalanlage verhindert im Präparat eine Ausbreitung des ganzen Keimstreifens in eine Ebene. Um diese zu ermöglichen, muss man ihn vorsichtig zerstückeln, wie es mit dem der Fig. 2 zu Grunde liegenden Objekt geschehen ist. So gelingt

es, auch dieses, der Untersuchung sonst schwer zugängliche Stadium für mikroskopische Gesamtpräparate zu verwerthen. Um das Bild übersichtlicher zu gestalten, ist in der Fig. 2 außerdem auf der rechten Seite das das erste bis dritte Beinpaar tragende Stück der rechten Hälfte nicht mit eingezeichnet. — Hand in Hand mit der oben beschriebenen Änderung der Lagerung des Keimstreifens haben nun auch Veränderungen seiner morphologischen Elemente stattgefunden. Was beim ersten Blick ins Auge fällt, ist das scheinbare Fehlen sämtlicher Intersegmentalfurchen des Cephalothorax. Der vorher noch verhältnismäßig schmale Kopflappen hat sich in seinen seitlichen Theilen stark verbreitert und verdickt, wodurch er plastischer hervortritt. Sein am rostralen Pole des ganzen Keimstreifens gelegenes, queres Verbindungsstück trägt jetzt in der Mitte einen knopfförmigen Aufsatz (*rostr + lab*), der in der Mitte seines Vorderrandes eine seichte Einbuchtung zeigt, wodurch das ganze Gebilde annähernd herzförmig wird. Dieses durch eine rechte und linke schwache Vertiefung gegen die seitlichen Theile des Kopflappens abgesetzte Mittelstück liefert, wie später gezeigt werden soll, die ersten Anlagen der die Mundöffnung begrenzenden »Oberlippe« und »Unterlippe«, des beim ausgebildeten Thiere stark chitinisirten Rostrum und Labium (*rostr.lab.*). Die auf Fig. 1 kaum in ihren Anfängen erkennbare erste Intersegmentalfurche (*s.is₁*) hat sich inzwischen entwickelt, um nach kurzer Zeit zu verschwinden, so dass auf Fig. 2 das Chelicerensegment bereits mit dem Kopflappen vollständig verschmolzen erscheint. Die Chelicerenanlagen, auf der vorigen Figur einfach stummelförmig und nach hinten gerichtet, lassen auf Fig. 2 bereits die Andeutung einer Gliederung erkennen und sind jetzt nach innen gekehrt. Die zweite Intersegmentalfurche ist gleichfalls auf diesem Stadium im Aufsichtsbilde nicht mehr erkennbar, wie überhaupt alle bis zur siebenten einschließlich. Die Pedipalpen lassen eine beträchtliche Größenzunahme erkennen und die Anfänge ihrer späteren Gliederung. Sie sind jetzt gleichfalls nach innen gerichtet, so dass sie etwas über den inneren Rand des Keimstreifens hinausragen. Ähnlich verhält es sich mit sämtlichen Beinanlagen. Die zu sämtlichen bisher genannten Extremitätenanlagen gehörenden Segmente sind erheblich verbreitert. Wir kommen nun zum Abdomen. Das erste Abdominalsegment hat sich, abgesehen von einer geringen Verbreiterung, nur wenig verändert. Die es nach hinten abschließende achte Intersegmentalfurche ist unverändert erhalten. Das zweite Abdominalsegment dagegen zeigt an seiner Hinterseite in der Mitte

einen etwa knopfförmigen Höcker, die Anlage einer abdominalen Extremität. Gegen das dritte Abdominalsegment wird es von der gleichfalls deutlich erhaltenen neunten Intersegmentalfurche abgegrenzt. Dieses Segment gleicht in seinem Bau dem vorangehenden; wie dieses, trägt es Extremitätenanlagen, die aber noch nicht so weit entwickelt sind, wie die des vorigen, vielmehr erst die Form eines nach hinten gerichteten Stummelpaares besitzen. Auf dies Segment folgt zunächst wieder eine Intersegmentalfurche, die zehnte, darauf das vierte Abdominalsegment, im Wesentlichen dem vorigen gleichend, nur sind seine Extremitätenanlagen noch weiter in der Entwicklung zurück als die des dritten. Nach der elften Intersegmentalfurche folgt das fünfte Abdominalsegment, dem vorigen ähnlich bis auf die erst gerade in der Entstehung begriffenen Extremitätenstummel. Mit der zwölften Intersegmentalfurche schließt der mit Extremitätenanlagen versehene Theil des Abdomens ab. Von hier an hängen die beiden Hälften des Keimstreifens in der Mittellinie zusammen und sind nicht mehr durch eine mediane Furche geschieden. Das sechste Abdominalsegment gleicht in seinem Bau ungefähr dem ersten, bis auf seine geringere Größe, lässt es doch wie dieses nicht die Anlage eines Extremitätenpaares erkennen, auch nie auf späteren Stadien, was man vielleicht vermuthen könnte. Vom siebenten, etwas kleineren Abdominalsegment wird es durch die 13. Intersegmentalfurche abgegrenzt. Es folgt nun nur noch ein Segment, das achte des Abdomens, am Vorderrande von der 14., hinten von der 15. Intersegmentalfurche abgegrenzt. Den Beschluss bildet der Schwanzlappen, den man wohl jetzt als Telson bezeichnen kann, da die Segmentbildung mit vorliegendem Stadium ihr Ende erreicht hat. An seinem Hinterrande schwach eingebuchtet, ähnelt er auch jetzt wieder dem Kopflappen einigermaßen. — Im Ganzen besteht also das Abdomen des *Dolomedes*-Embryos in diesem Stadium aus acht deutlich abgesetzten Segmenten und einem Telson. Eine höhere Zahl konnte ich an keinem meiner Gesamtpreparate für diese Form feststellen; aber auch Sagittalschnitte dieser Stadien haben keine weiteren Segmentanlagen ergeben. Bevor ich aber die Beschreibung der an Schnittserien gewonnenen Befunde liefere, möchte ich auf die Beobachtung der früheren Bearbeiter eingehen. Da auf die Entwicklung des Rostrums und der Unterlippe noch später zurückgekommen wird, kann ich einstweilen die Untersuchungen von CRONEBERG übergehen. So weit sonst meine Darstellungen die Entwicklung des Cephalothorax betreffen, stimmen sie mit dem bereits Bekannten überein. Dagegen

weichen meine über die Zusammensetzung des Abdomens gemachten Angaben zum Theil erheblich von denen anderer Autoren ab. So hat CLAPARÈDE in seiner mit ausgezeichneten Tafeln ausgestatteten Arbeit am Abdomen eines Embryo von *Chubione* sechs Paar Extremitätenanlagen abgebildet und zwar am ersten bis sechsten Abdominalsegment. Eben so bildet KORSCHOLT-HEIDER von einer leider nicht bestimmten Spinne Extremitätenanlagen am ersten Segment des Abdomens ab und beschreibt dasselbe Verhalten auch für *Agalena labyrinthica*, was um so auffallender ist, als gerade dieses Segment lange Zeit ganz übersehen wurde, so von BALFOUR und LOCY. Merkwürdigerweise betont KISHINOUE wieder den Mangel einer Extremitätenanlage am ersten Segment gerade für *Agalena*, worin auch JAWOROWSKI für *Trochosa singoriensis* übereinstimmt. Wie CLAPARÈDE beschreibt KORSCHOLT-HEIDER auch für das sechste Segment der nicht näher bestimmten Spinne das Auftreten eines Paares von Extremitätenanlagen, was von EMERTON für *Pholcus* bestätigt ist. Dagegen stimmt die von KISHINOUE gegebene Beschreibung und Abbildung der *Agalena*-Entwicklung mit meinem Befunde an *Dolomedes* hierin überein, während SCHIMKEWITSCH an *Pholcus* außer dem Telson zwölf Segmente am Abdomen des Embryo wahrgenommen haben will.

Zur Ergänzung dieser an den Gesamtpräparaten gewonnenen Befunde soll die Betrachtung der Schnitte dienen. Fig. 6 stellt einen Sagittalschnitt durch das Stadium der Fig. 2 dar; die Schnittebene liegt etwas seitlich der Medianebene (paramedian); die starke Biegung der durchschnittenen Hälfte des Keimstreifens macht es erklärlich, dass vom Abdomen nur die ersten fünf Segmente durch den Schnitt getroffen sind, wesshalb in der Figur der Schwanzlappen fehlt; eben so ist auch das Chorion fortgelassen. Beschäftigen wir uns vorerst mit dem histologischen Aufbau des Embryo. Wir unterscheiden folgende, morphologische Elemente:

- 1) Ektodermzellen (*e*)
- 2) Mesodermzellen (*m*)
- 3) Dotterzellen (*d*)
- 4) Dotterschollen (*D*).

Die Ektodermzellen, von Blastodermzellen abstammend und Anfangs in Form eines regelmäßigen kubischen Epithels einschichtig angeordnet, bilden in der Figur bereits in unregelmäßig mehrschichtiger, äußerst dichter Lagerung den dem Dotter aufliegenden Keimstreifen. Von den einzelnen Zellen treten in der Figur nur die

ellipsoiden Kerne hervor, deren Längsachsen sämtlich stets annähernd senkrecht zur Oberfläche des Embryo gerichtet sind. Außer dem vom Keimstreifen bedeckten Theil wird auch die gesammte übrige Eioberfläche von Ektodermzellen bekleidet (was an der vorliegenden Figur nicht zu sehen ist, aber an den Abbildungen älterer Stadien [Figg. 8, 9] deutlich erkannt werden kann). Allerdings liegen diese hier nur in einschichtiger und in Folge tangentialer Lagerung der Kerne sehr dünner Schicht spärlich ausgesät, so dass, bei stärkerer Vergrößerung im Aufsichtsbilde betrachtet, die Zellkerne von ausgedehnten Plasmasäumen umgeben erscheinen, deren Radius etwa das Fünf- bis Zehnfache vom Durchmesser der zugehörigen Kerne misst. Noch in diesem Stadium und auch weiterhin mit abnehmender Häufigkeit gewahrt man auf beliebig ausgewählten Stücken des abgelösten Keimstreifens bei durchfallendem Licht zahlreiche Karyokinesen in allen möglichen Zuständen, vom Dyaster- bis zum Dispiremstadium, von zum Theil fast schematischer Deutlichkeit. In derartigen Aufsichtsbildern grenzen sich die gut durchgefärbten Zellkerne des Ektoderms außerordentlich scharf gegen die darunter liegenden, dem Keimstreifen auch nach erfolgter Ablösung vom Ei meistens stellenweise anhaftenden Dotterschollen ab, die stets lebhaft gelb gefärbt erscheinen und im Verhältnis zu den kleinen Embryonalzellen riesenhafte Dimensionen besitzen. Im konservirten Zustande zeigen auch die Dotterschollen konstante Form, in so fern sie, ähnlich den Ektodermzellen, in der Aufsicht und an Schnitten stets eine pflasterartige Anordnung erkennen lassen. Ob diese aber auch das Verhalten des Dotters im lebenden Ei darstellt, wage ich nach meinen Beobachtungen kaum anzunehmen, vielleicht ist der dünnflüssige Dotter des lebenden Eies von homogener Konsistenz. Unmittelbar unter dem Ektoderm, also in centraler Richtung, stößt man auf das Mesoderm, wenigstens immer dann, wenn nicht in Folge der Konservirung das Ektoderm sich von dem central gelagerten Dotter etwas abgehoben hat, was häufig eintritt und die Übersichtlichkeit des Präparates beinahe erhöht. Deutlicher als in der vorliegenden Figur erkennt man diese Wirkung der Konservirung an Fig. 11, 14, 15. Das Mesoderm lässt im vorliegenden Stadium bereits eine deutliche Sonderung in ein somatisches und ein splanchnisches Blatt erkennen, wodurch es zur Bildung der sekundären Leibeshöhle, des Cöloms, gekommen ist. Dass dieses später irgendwie am Aufbau der definitiven Leibeshöhle theilhaftig sein sollte, wie KORSCHULT und HEIDER es

vermuthen, halte ich für ausgeschlossen, kann dagegen seine Be-theiligung an der Bildung des Herzens durchaus bestätigen.

Die Mesodermzellen selbst zeichnen sich vor denen des Ektoderms durch einen reicheren Gehalt und eine kompaktere Anordnung des Chromatins aus, woran sie leicht auch dann wieder erkannt werden können, wenn sie die ihnen meist zukommende paratangentiale Lagerung nicht besitzen. Grenzten die somatischen Elemente des Mesoderms mehr oder weniger dicht an das peripher gelagerte Ektoderm an, so liegt das Splanchnoderm dem Dotter auf. Dieser zeigt in allen Stadien wie in der vorliegenden Figur eine unregelmäßige Zerklüftung in einzelne, bald cykloide, bald polygonal abgeplattete Schollen, von denen der größte Theil aber seine Form der Konservirung und der Behandlung durch das Mikrotommesser verdanken dürfte. Nur stellenweise (so in der Figur beispielsweise bei der mit + ausgezeichneten Stelle, was auch in Fig. 7 stellenweise angedeutet ist), scheint der Dotter eine ursprünglichere Form der Schollenbildung bewahrt zu haben. Dem Dotter eingelagert, erkennt man auf allen Stadien, in jüngeren mehr an der Peripherie des Embryo, mit zunehmendem Alter auch im Centrum (so in der vorliegenden Figur) die unregelmäßig eingesprengten Dotterzellen (*d.*) schon ohne Weiteres an ihrer bedeutenden Größe, zu der sich außerdem eine eigenthümliche Vertheilung des Chromatins in weitmaschig angeordneter Lagerung gesellt, was diese Zellen namentlich bei stärkerer Vergrößerung leicht von allen anderen Zellen unterscheidet (man vergleiche die Figg. 7, 10, 12, 14, 16).

Nach dieser der histologischen Differenzirung gewidmeten Betrachtung wenden wir uns den anatomischen Verhältnissen zu. In der Figur oben erblicken wir den von rechts nach links verlaufenden, ziemlich ausgedehnten Kopflappen (*lob.cap.*), nach hinten ohne Grenze übergehend in das Segment der Cheliceren. Von diesen erkennen wir in der Figur die eine, welche tangential angeschnitten ist (*chece.*). Es folgt weiter nach links unten das Segment der Pedipalpen (*pepa.*); das Endglied der im Schnitte getroffenen Extremität zeigt die mesodermale Auskleidung besonders deutlich; darauf folgt das Segment des ersten Beinpaares mit einer Extremitätenanlage, das Segment des zweiten Beinpaares und so fort bis zum Segment des vierten Beinpaares; gerade die in Folge der lateralen Krümmung des Keimstreifens in verschiedener Weise angeschnittenen Beinanlagen zeigen den Bau des in sie eindringenden Mesodermsäckchens in fast schematischer Weise. Am Abdomen, das wegen der starken Aus-

biegung seines letzten Abschnittes nur bis zum fünften Segment angeschnitten ist, bemerken wir das erste Segment, dieses ohne jede Andeutung einer Extremitätenanlage; das zweite, mit der Anlage der ersten Abdominalextremität; das dritte, gleichfalls mit einer solchen, während am vierten und fünften die Extremitätenanlagen (vgl. Fig. 2) außerhalb der Schnittebene liegen, so dass man auf diesem nur die Metamerie erkennt. Wir haben uns bis jetzt fast ausschließlich mit dem ektodermalen Antheile des Keimstreifens beschäftigt und dabei seine mesodermalen Elemente vernachlässigt, was jetzt nachgeholt werden soll. Unterhalb des Kopflappens erkennen wir ein ausge-dehntes Cölomsäckchen, das erste Ursegment des Spinnenkörpers, an Länge allen übrigen reichlich um das Doppelte überlegen, caudalwärts allmählich verjüngt. Es folgt das Cölom der Cheliceren, das Cölom der Pedipalpen, die vier Cölome der Beine, deutlich Ausläufer in die Extremitäten entsendend (vgl. namentlich *pe*₄), die Cölome der Abdominalsegmente, von denen die hinteren durch innige Berührung ihre Entstehung aus einem langen Cölomstreifen durch quere Zerklüftung verrathen, sämmtliche (namentlich in ihrem splanchnischen Theile) die ursprüngliche Anordnung ihrer Zellen in Form eines kubischen Epithels noch gewahrt haben, während in den vorderen Metameren gerade das Splanchnoderm bereits verschiedene Stadien der allmählichen Isolation seiner Elemente zur Anschauung bringt. Das Ende des Abdomens mit dem Telson fehlt, wie bereits angegeben, auf Fig. 6, kann aber außer auf dem in Fig. 7 in etwas schematischer Weise dargestellten Übersichtsbilde eines etwas älteren Embryo, namentlich auch aus Fig. 10, ersehen werden, die einen Sagittalschnitt durch das Abdomen und Telson von *Agalena labyrinthica* in völlig unveränderter Form darstellt. An dieser Figur fällt außerdem die Abgrenzung des Mesoderms gegen das Ektoderm auf, eine Art der Differenzirung, wie ich sie an keinem meiner zahlreichen Präparate von *Dolomedes* auch nur annähernd so deutlich beobachten konnte. Auch lässt sich die Metamerie des embryonalen Abdomens namentlich an den zugehörigen Ursegmenten trefflich erkennen, wenn auch die Zahl der an der Zusammensetzung des Abdomens betheiligten Segmente sich wegen der undeutlichen Abgrenzung der hintersten kaum dürfte entscheiden lassen (*sg.abd*₉?).

Mit der in Fig. 6 gegebenen Darstellung des metameren Aufbaues des Spinnenembryos dürfte der schon mehrfach versuchte Nachweis des Vorkommens eines selbständigen prochelicer gelegenen Cöloms von Neuem bestätigt werden. Nach dem Vorgang von BALFOUR und

MORIN ist unter den neueren Forschern meines Wissens KISHINOUE der Einzige, der für den Embryo von *Agalena* ein solches, durchaus selbstständiges Cölomsäckchen nachgewiesen hat, das nicht als Ausläufer des zum Chelicerensegment gehörigen zu betrachten ist, eine Thatsache, die auch für *Dolomedes* an Fig. 6 zur Anschauung gebracht ist. Anders hat für den Skorpion gerade in letzter Zeit BRAUER das Vorhandensein eines solchen Cölomsäckchens auf Grund eigener Untersuchungen bestritten, und die betreffenden mesodermalen Elemente als zum Ursegment der Cheliceren gehörig gedeutet, was im Gegensatz zu den Ansichten früherer Untersucher der Ontogenie dieser Thiergruppe steht.

Verlassen wir jetzt das Stadium der Fig. 6, um uns der Betrachtung eines etwa 24 Stunden älteren Embryos zuzuwenden, wie er auf Fig. 3 in seinem Kopfabschnitt dargestellt ist. An diesem erkennen wir wichtige Veränderungen: Inmitten des knopfförmigen Aufsatzes des medianen Mittelstückes am rostralen Pole des gesammten Keimstreifens (in Fig. 2 *rostr.* + *lab.*) bemerken wir jetzt zweierlei Anlagen: zunächst dem Vorderrande liegt eine wie aus zwei median verschmolzenen, bilateralen Hälften bestehende, wulstige Hervorwölbung. Es ist die erste Spur der sogenannten »Oberlippe« des ausgewachsenen Thieres, meist als »Rostrum« bezeichnet. Weiter caudalwärts liegt ein zweites Gebilde in Form eines halbkreisförmigen Walles, das seine konkave Seite nach vorn wendet im Gegensatz zu der nach hinten konkaven Rostralanlage: dieser Ringwall liefert die Unterlippe der künftigen Spinne und kann daher als »Labium« bezeichnet werden. Der zwischen dem größeren Rostrum und dem kleineren Labium gelegene Theil des Keimstreifens wird kurze Zeit nachher zur Mundöffnung eingestülpt, ein Vorgang, der wegen des unten des Näheren beschriebenen, außerordentlich starken Wachstums der Oberlippe an Gesamtpräparaten nicht beobachtet wurde, vielmehr nur aus der Betrachtung medianer Sagittalschnitte erschlossen werden konnte. Außer diesen Neubildungen in den medianen Partien des Kopfes zeigen auch die lateralen Theile erhebliche Veränderungen. Etwas rostralwärts von den Cheliceren und gleichzeitig dem freien Außenrande des Keimstreifens genähert, erblickt man jederseits eine Anfangs ziemlich flache, bald erheblich vertiefte Einstülpung des Ektoderms von rundlich-schlitzförmiger Gestalt, deren Längserstreckung schief zur Medianlinie, etwa in der Richtung der Cheliceren verläuft (*vesic.lat.*). An ihrem rostralen Rande erblicken wir jederseits einen äußerst kleinen, warzenförmigen Höcker; es ist

dies weiter nichts als der stark erhöhte und in einen stummelförmigen Fortsatz ausgezogene Vorderrand der Grube, der, in die Ebene des Keimstreifens gleichsam zurückgeklappt, die Grube von oben theilweise scheinbar zudeckt.

Wir haben es hier mit den Anlagen der sogenannten Seitenblasen, *Vesiculae laterales* (*Lateral vesicles* KISHINOUE) zu thun, über deren Betheiligung am Aufbau des Gehirns weiter unten gehandelt werden soll. Flüchtig betrachtet treten nur die stummelartig ausgezogenen Vorderränder hervor, wobei die darunter liegenden Gruben leicht übersehen werden, während das eigentliche Wesen dieser Bildungen erst bei sorgfältiger Verwerthung der Gesamtpräparate unter Bezugnahme auf die an Schnitten gewonnenen Befunde erkannt werden kann.

Abgesehen von den besprochenen Neubildungen des Rostrums, des Labiums und der *Vesiculae laterales* zeigt der Kopflappen in seinen übrigen Theilen auf diesem Stadium noch keine wesentlichen Veränderungen, und es kann desshalb auf die Befunde der früheren Untersucher eingegangen werden, so weit dieselben die angegebenen Verhältnisse berücksichtigt haben.

Die von mir für die Entstehung der Mundtheile gegebene Darstellung stimmt nicht mit den Angaben anderer Beobachter überein. So behauptet CRONEBERG für die Art *Dendryphantus hastatus* Cl. eine Entwicklung des später einheitlichen Rostrums aus zwei ursprünglich getrennten Anlagen, in denen er echte Extremitäten (die Homologa der ersten Antennen) erblicken zu können glaubt. Die einheitliche und nur scheinbar aus zwei bilateralen Theilen verschmolzene Anlage des Rostrums, nach meinen Beobachtungen für *Dolomedes* das Primäre, kommt nach diesem Forscher bei *Dendryphantus* erst sekundär zu Stande; über die Entstehung der Mundeinstülpung und des Labiums etwas zu ermitteln, war diesem Beobachter, wie er selbst angiebt, nicht möglich. Ähnlich behauptet SCHIMKEWITSCH für *Epeira*, *Pholcus*, *Agalena*, *Lycosa* die Entstehung der Oberlippe aus zwei »Rudimenten«, die später mit der angeblich gleichfalls aus »zwei Rudimenten« hervorgegangenen Unterlippe zum »Rostrum« (sensu SCHIMKEWITSCH) verwachsen soll. Im Gegensatz zu diesen Angaben lehrt CLAPARÈDE in Übereinstimmung mit SALENSKY die Entstehung des Rostrums aus einer von vorn herein unpaaren Anlage (der »plaque épichilique« CLAPARÈDE).

Wie leicht aus dem Vergleich der bisherigen Angaben ersehen werden kann, nimmt die von mir gegebene Darstellung eine gewisse Mittelstellung unter den bisherigen Beobachtungen ein; trotzdem aber

glaube ich versichern zu können, dass es sich bei meinen Angaben keineswegs etwa um die Beschreibung eines Zwischenstadiums der von den früheren Beobachtern geschilderten Verhältnisse handelt. Vielmehr halte ich die Darstellung der ersten Anlage des Rostrums, wie sie in Fig. 3 veranschaulicht ist, für die bei *Dolomedes* zutreffende, ohne die Schwierigkeiten verhehlen zu wollen, mit denen die Untersuchung des gerade auf diesem Stadium noch wenig differenzierten Kopflappen zu kämpfen hat.

Was übrigens die angebliche Extremitätennatur des Rostrums betrifft, so könnte im Gegensatz zu CRONEBERG betont werden, dass allein die Beschaffenheit der äußeren Form der Embryonalanlage kaum als ausschlaggebend betrachtet werden kann. Vielmehr dürfte es sich vielleicht empfehlen, als Kriterium für den Extremitätencharakter eines embryonalen Anhangs bei Arthropoden im Allgemeinen der von HEYMONS vertretenen Anschauung zu folgen, wonach bei der Entscheidung über eine derartige Frage neben der äußeren Form darauf zu achten ist, ob der betreffende Körperanhang ein selbständiges Cölom besitzt und mit einer besonderen Ganglienanlage ausgestattet ist; Merkmale, auf die frühere Beobachter weniger Gewicht legten, die aber meines Ermessens für um so brauchbarer gelten dürfen, als sie sich bereits mehrfach praktisch bewährt haben.

Eine deutlich paarige, bilaterale Entstehung des Rostrums hat neuerdings für den Skorpion auch BRAUER beschrieben und abgebildet.

Dagegen sind bekanntlich gerade die Seitenblasen am Kopflappen des Spinnenembryos von allen früheren Beobachtern mit einer Ausnahme (BALFOUR) stets übersehen worden; meines Wissens ist KISHINOUE der Erste gewesen, der sie genau beschrieben hat, ohne sich gleichzeitig über ihre Bedeutung klar zu werden.

Dass diese ektodermalen Bildungen später die Ganglia optica für sämtliche Augen der Spinnen liefern, hat er erst später betont. Durch diesen Befund wird auch die bisher unverständlich gebliebene Behauptung von SCHIMKEWITSCH bestätigt, dass nämlich zwischen dem »Gehirn« (ich citire nach KORSCHULT-HEIDER's Lehrbuch) und dem Chelicerenganglion noch ein Ganglienpaar vorhanden sei.

Doch betrachten wir jetzt ein etwa 6 Stunden älteres Stadium, wie es in Fig. 4 dargestellt ist. Am vorderen, rostralen Pole des Embryos erblickt man nun eine (früher nur durch eine sanfte Einbuchtung angedeutete) mediane, spaltförmige Einkerbung, die den Kopflappen, wenigstens in seinem vorderen Drittel, auch äußerlich

schon deutlich in seine beiden spiegelkongruenten Hälften zerlegt. Sie werde als Sulcus anterior (*s.ant.*) bezeichnet. In den rechts und links von dieser Furche belegenen, seitlichen Partien des Keimstreifens liegt jetzt unweit des rostralwärts konvex gekrümmten Vorderrandes jederseits je eine annähernd halbkreisförmige Quersfurche, in ihrem Verlauf einigermaßen die Form des Randes wiederholend. Vorn und hinten wird sie beiderseits von je zwei wulstigen Rändern eingeschlossen. Wir haben es hier mit den Anlagen der sogenannten »Scheitelgruben«, auch »halbkreisförmige Gruben« (*Semicircular grooves* KISHINOUE) genannt, zu thun, die ich als Foveae semicirculares (*fov.semicirc.*) bezeichnen will. Dem rostralen Pole liegen sie weit mehr genähert, als die bereits auf dem vorigen Stadium sichtbaren Vesiculae laterales. Diese sind auf dem uns jetzt vorliegenden Bilde (Fig. 4) nicht mehr so gut erkennbar als auf dem früheren Stadium; in das Innere versenkt, haben sie sich an der Oberfläche durch innige Berührung ihrer Ränder beinahe völlig geschlossen, und eben so ist von der im vorigen Stadium vorhandenen stummelförmigen Hervorwölbung ihrer Vorderränder nichts mehr wahrzunehmen, so auffallend diese Bildung auch früher zur Erscheinung gekommen war. Dagegen fällt jetzt ein in dem caudalwärts gewandten Theil des Kopflappens gelegenes Gebilde in die Augen: in der medianen Verlängerung des Sulcus anterior erstreckt sich jetzt das bedeutend angewachsene Rostrum nach hinten, im Umriss etwa von der Form einer verlängerten Beilklinge. Dagegen ist weder von der Mundöffnung noch von der Unterlippe auch nur das Geringste zu sehen; beide werden jetzt von oben durch das Rostrum zugedeckt, wie leicht an den durch die Medianebene gelegten Sagittalschnitten zu ersehen ist. Merkwürdigerweise konnte ich ein derartig starkes Längenwachsthum des Rostrums am Embryo von *Agalena labyrinthica* Clerck nicht feststellen. Die in Fig. 4 im Aufsichtsbild dargestellten Verhältnisse mögen im Folgenden durch die an Quer- und sagittalen Längsschnitten gewonnenen Befunde ergänzt werden. So stellt Fig. 9 einen Querschnitt durch den Embryo desselben Stadiums dar; die Schnittebene steht senkrecht zur Ebene der Zeichnung in Fig. 4 und wird in ihrer Lage durch die unterbrochene Linie (*se₁ — — —*) bezeichnet. Wir sehen in der Mitte den in der Figur der Einfachheit halber einheitlich dargestellten, in Wirklichkeit aber schollig zerklüfteten (vgl. Figg. 7, 8, 17, 18) Dotter peripher überlagert vom Keimstreifen, der in Folge seiner früher besprochenen Krümmung beim Schneiden doppelt getroffen ist: der in der Figur

obere Theil ist der Kopflappen, unten rechts und links erkennen wir je ein mit einer Extremität ausgestattetes Thorakalsegment. Alle Theile werden durch eine zusammenhängende Blastodermis (bl) verbunden. Unmittelbar an den Dotter grenzen die Cölomsäckchen; die beiden sich jederseits in die Beinanlagen (pe.) hinein erstreckenden sind in Folge ihrer Knickungen auf der Schnittebene in mehrere scheinbar selbständige Divertikel zerlegt (coel.pe.). Im Kopftheil, also in der Figur oben sieht man beiderseits je ein flachgedrücktes Cölomsäckchen (coel.proch.), das dem procheliceren Theile des Kopflappens zukommt und im Sagittalschnitt schon auf Fig. 6 dargestellt wurde. An ihren äußeren Ecken, in der Figur ganz rechts und ganz links (also an den Seitenrändern der procheliceren Cölomsäckchen) werden diese oberflächlich jederseits von einer ektodermalen Einstülpung überlagert, den Seitenblasen; von ihnen ist in der Figur namentlich die linke leicht kenntlich (vesic.lat.), während die rechte von der Schnittebene nur tangential getroffen und daher weniger deutlich erscheint. Ungefähr in der Mitte zwischen den beiden procheliceren Cölomsäckchen, etwa im Mittelpunkt der ihre inneren Ecken verbindend gedachten Linie, liegt auf der Figur das im Querschnitt kreisförmig erscheinende Stomodäum, die an Gesamtpräparaten nicht erkennbare Mundeinstülpung. Sie schließt in ihrem Inneren einen in Wirklichkeit cylindrischen, auf der Figur im Querschnitt daher annähernd kreisförmigen Hohlraum ein, die erste Anlage des Ösophagus (oe). Oberhalb dieser Anlage liegt in der Figur rechts und links je eine Falte des Ektoderms mit peripher offenem Lumen, die durch die Schnittebene in unmittelbarer Nähe des Sulcus anterior getroffenen Scheitelgruben (fov.semicirc.).

Dieselben Bildungen in einem etwas weniger vorgeschrittenen Stadium stellt auch die Fig. 8 dar, nur beschränkt sie sich auf die Abbildung des Kopftheiles. Auch liegt die Schnittebene hier etwas mehr in caudaler Richtung, etwa in der mit se_2 — — — bezeichneten Linie der Fig. 4, so dass die Scheitelgruben nicht mehr mit angeschnitten sind, wohl aber das den Ösophagus von oben zudeckende Rostrum. Hier zeigen die Vesiculæ laterales (ves.lat.) noch deutlich ihre Entstehung durch einen Faltungsprocess. Der Ösophagus erscheint auf dieser Figur in eine mantelartige Schicht parenchymatöser Mesodermzellen eingehüllt, deren Zugehörigkeit zu einem bestimmten Cölom mir zweifelhaft erscheint, wenn auch ihre Ableitung von den auf Sagittalschnitten innerhalb des Rostrums nachzuweisenden mesodermalen Elementen wahrscheinlich ist; indessen wäre auch

eine Beteiligung der die procheliceren Cölome bildenden Mesodermzellen denkbar.

Im Übrigen kann wohl auf eine genaue Beschreibung von Fig. 8 im Hinblick auf die oben für Fig. 9 gegebene verzichtet werden, um so mehr, als sich fast sämtliche Bezeichnungen wiederholen.

Die oben gegebene und an Fig. 3 veranschaulichte Darstellung vom Kopflappen des im Beginn des Umrollungsstadiums begriffenen Embryos von *Dolomedes fimbriatus* weicht von den an anderen Formen gewonnenen Befunden früherer Beobachter erheblich ab.

So hat JAWOROWSKI für den Embryo von *Trochosa singoriensis* Laxm. das Vorhandensein je einer »mehr oder weniger spitzen« und in je eine Grube (»Antennengrube«) eingesenkten »Ausstülpung« auf beiden Seiten des rostralwärts von den Cheliceren belegenen Keimstreifens beschrieben, die er als Antennen betrachtet. Außerdem bildet er am Kopflappen eine äußerlich deutlich ausgeprägte Metamerie ab, durch die der caudalwärts von der Mundöffnung gelegene Theil des Keimstreifens jederseits zerlegt wird in:

- 1) ein »zweites« Oralsegment (sensu JAWOROWSKI),
- 2) ein »erstes« Oralsegment,
- 3) ein Präantennalsegment,
- 4) ein Antennensegment,

worauf dann das Segment der Cheliceren folgt.

Diese Befunde hat dann, wenigstens zum Theil, POKROWSKI durch seine am Embryo von *Pholcus opilionides* angestellten Beobachtungen nicht unwesentlich ergänzt. Er bildet am Hinterrand der beiden »halbmondförmigen Rinnen« (*fov.semicirc.*) je ein Höckerchen ab und möchte sie mit dem ersten Antennenpaar der Crustaceen oder »einem anderen Kopfanhangrudimente« homologisiren. Außerdem bestätigt er für *Pholcus* das Auftreten eines Paares »hinterer« Höckerchen, die den »Antennen« JAWOROWSKI's entsprechen dürften. Unter den Höckerchen des »hinteren« Paares bemerkt er »kleine Aushöhlungen«, was an den Höckerchen des »vorderen« Paares nicht der Fall ist. Über die morphologische Bedeutung der »hinteren« Höckerchen äußert sich POKROWSKI in keiner Weise.

Diese Darstellungen haben, wie ich nachgewiesen zu haben glaube, für die Ontogenie von *Dolomedes* keine Geltung. Dagegen wage ich nicht zu entscheiden, ob der von mir beschriebene ektodermale Zapfen am Vorderrand der Seitenblasen des *Dolomedes*-Embryo irgendwie zu den von JAWOROWSKI gefundenen und durch POKROWSKI bestätigten Bildungen in Beziehung steht.

Um so wichtiger erscheint es mir, an dieser Stelle auf die Angaben hinzuweisen, die neuerdings KISHINOUE über die Ontogenie von *Limulus longispina* gemacht hat. Die von ihm abgebildeten Ansichten von Keimstreifen in toto erinnern in mehrfacher Beziehung an die oben dargestellten Verhältnisse am *Dolomedes*-Embryo. So entsprechen schon im Hinblick auf ihre Lage am Kopflappen die »internal grooves of the brain« des embryonalen Keimstreifens von *Limulus* den halbkreisförmigen Gruben des *Dolomedes*-Embryo, und eben so die »external invaginations« den Seitenblasen, eine von KISHINOUE ausgesprochene Ansicht, deren Richtigkeit namentlich Angesichts der übereinstimmenden Zeitfolge des Auftretens dieser Bildungen bei beiden Thiergruppen kaum bezweifelt werden kann, wenngleich der Einwand, es handle sich hier lediglich um Konvergenzerscheinungen, schwer zu widerlegen ist.

Die oben gewonnenen Befunde über die Bildung der Seitenblasen und der halbkreisförmigen Gruben finden im Folgenden an den aus der Betrachtung der Sagittalschnitte entspringenden Ergebnissen ihre Bestätigung. Auch liefern die im Anschluss an die Figg. 5, 7, 11 bis 13, 14—16, 17 und 18 gegebenen Darstellungen daneben einige Beiträge zur Kenntnis der Augen- und Gehirnbildung, wenngleich sie nicht den Anspruch erheben, dieses bereits früher von anderen Beobachtern in Angriff genommene Kapitel aus der Ontogenie der Araneen erschöpfend zu behandeln.

Betrachten wir die Fig. 11, die einen sagittalen Längsschnitt durch den Kopflappen eines Embryos im Stadium der Fig. 3 darstellt; die Schnittebene ist durch eine Seitenblase gelegt. Wir erkennen, in der Figur oben rechts beginnend und nach links verlaufend, den aus einem bereits mehrfach geschichteten Epithel bestehenden ektodermalen Keimstreifen (*ec.*). Er bildet etwa in der Mitte der Figur einen caudalwärts gerichteten, mächtigen, rein ektodermalen Zapfen (*proc.lat.*), der eine eben solche Einstülpung (*vesic.lat.*) überdeckt. Diese uns schon aus Fig. 3 und 4 bekannten Bildungen stellen die Anlage der Vesicula lateralis mit ihrem stummelförmig ausgezogenen Vorderrand dar. In etwas vorgeschrittener Ausbildung zeigt sie die Fig. 12. Hier ist das Lumen der Vesicula lateralis an der Oberfläche bereits völlig zum Verschluss gelangt. Durch dichte Aneinanderlagerung ihres vorderen und hinteren Randes ist auch der Ektodermzapfen verschwunden; doch lässt sich namentlich aus der Richtung und Anordnung der Zellkerne des Ektoderms, so weit es an diesen Bildungen betheiligt ist, unschwer das Bild des früheren

Stadiums gewissermaßen rekonstruieren. Allerdings erscheint jetzt die ganze blasenförmige Anlage etwas in die Tiefe gesunken, ein Vorgang, dessen weiteren Verlauf wir auf Fig. 13 erkennen. Diese Figur, ungefähr dasselbe Stadium wie Fig. 4 im Schnitte zeigend, lässt uns außerdem noch die halbkreisförmigen Gruben und die Anlage der Hauptaugen erkennen, was unten noch beschrieben werden soll. Das Lumen der Seitenblase erscheint hier in zwei selbständige Divertikel zerlegt, was sich aus der Krümmung der *Vesicula lateralis* erklärt. Auch lässt sich die Kommunikation dieser scheinbar selbständigen Divertikel an Serienschnitten nachweisen und ist auf Fig. 7 dargestellt.

Auf Fig. 14 sehen wir den am weitesten rostral gelegenen Theil eines Keimstreifens auf einem Stadium, das zwischen denen von den Fig. 3 und 4 gesucht werden muss, im paramedianen Sagittalschnitt. Wir erblicken eine grubenförmige Faltenbildung des Ektoderms, die an ihrem (rostralen) Vorderrande (in der Figur rechts) in spitzwinkliger Knickung in das einschichtige Blastoderm (*bl.*) übergeht. Auch hier zeigen die ellipsoiden Kerne der beteiligten Ektodermzellen eine Stellung ihrer Längsachsen in einer zur Oberfläche fast regelmäßig senkrechten Richtung. Caudalwärts geht das die Falte bildende Ektoderm ohne scharfe Grenze in die hinteren Theile des Kopflappens über. In der eben beschriebenen Ektodermeinfaltung am rostralen Ende des Kopflappens haben wir es mit der Darstellung einer der in Fig. 4 in der Aufsicht abgebildeten Scheitelgruben zu thun. Diese sind in hohem Maße am Aufbau der supraösophagealen Ganglienmasse der zukünftigen Spinne beteiligt, wie weiter unten ersichtlich. Doch verfolgen wir das weitere Geschick der Scheitelgruben, wie es zunächst das nur wenig weiter entwickelte Stadium der Fig. 15 gleichfalls an einem paramedianen Dorsoventralschnitt erkennen lässt.

Das an der Faltenbildung beteiligte Ektoderm hat inzwischen erheblich an Dicke zugenommen, wodurch sich das Lumen der Falte in einen schmalen und dabei flachen Spalt verwandelt hat, der sich in der Figur als spitzer Winkel mit abgerundetem Scheitel darstellt. In der Gegend der früheren spitzwinkligen Übergangsstelle zwischen dem mehrschichtigen Faltenektoderm und dem rostralwärts davon belegenen einschichtigen Blastoderm liegt jetzt ein in der Figur unregelmäßig knollenförmig erscheinendes Gebilde, das seine Entstehung einer eigenthümlichen, mehrfachen Überschiebung des hier gelegenen einschichtigen Ektoderms zu verdanken hat. Sein Bau wird ohne

Weiteres an einem etwas vorgeschritteneren Stadium deutlich, von dem Fig. 16 einen Sagittalschnitt wiedergibt. Wie gleich vorweg bemerkt werden mag, handelt es sich hier um eine der paarigen Anlagen der sogenannten Hauptaugen der Spinne.

Am Rande der Figur, von rechts beginnend, erkennen wir zunächst die rostralen Partien des Kopflappens in Form eines einschichtigen Epithels den Dotterschollen aufgelagert. Etwa in der Mitte der Figur wölbt sich dieses in einer nach außen schwach konvexen Krümmung vor, um plötzlich in spitzwinkliger Knickung eine der bisherigen gerade entgegengesetzte Richtung einzuschlagen, die aber bald verlassen wird, worauf es in halbkreisförmiger Biegung nach der schon mehrfach besprochenen Übergangsstelle in zuletzt caudalwärts gewendeter Richtung zurückkehrt. Hier geht es in abermaliger Knickung in den äußeren Belag der auf diesem Stadium an der Oberfläche schon völlig zum Verschluss gekommenen Scheitelgrube über. Diese selbst besitzt jetzt nur noch einen schlitzförmigen inneren Hohlraum, dessen Form seine Entstehung aus einem abge schnürten Spalt auch jetzt noch gleichsam andeutet. Wie aus der Betrachtung der Figg. 14—16 deutlich zu ersehen ist, erfolgt die paarige Anlage der Hauptaugen zwar in unmittelbarer Nähe der aus den halbkreisförmigen Gruben hervorgehenden Hirntheile, aber gänzlich unabhängig von diesen. Vielmehr leiten sich beide Bildungen, die Anlage des Gehirns einerseits und der Hauptaugen andererseits ohne engere Verwandtschaft unter einander vom Ektoderm des Kopflappens ab.

Eine Übersicht der im Vorigen geschilderten Embryonalanlagen stellt Fig. 7 dar, in welcher die oben näher beschriebenen Einzelheiten zu einem einheitlichen Gesamtbilde kombiniert sind. Denn wegen der außerordentlich starken Biegung des Keimstreifens in querrer Richtung gelingt es nicht, von einem Embryo in einem der zuletzt besprochenen Stadien Sagittalschnitte herzustellen, die mehr als einen mehr oder weniger eng begrenzten Bezirk der Embryonalanlage zur Anschauung bringen. Will man daher ein Gesamtbild erhalten, so bleibt man auf eine Kombination der an den Schnitten gewonnenen Einzelbilder angewiesen. Doch will ich ausdrücklich bemerken, dass der in Fig. 7 dargestellte, ideale paramediane Sagittalschnitt sich in allen seinen Einzelheiten durchaus auf die an verschiedenen Sagittalschnitten gewonnenen Einzelbefunde stützt, und somit nur die Verarbeitung der Einzelbilder zu einem einheitlichen Gesamtbild auf einem bewussten Schematisiren beruht. — In der

Mitte des Bildes erblicken wir die ausgedehnte Dottermasse (*D.*), über deren Zusammensetzung schon oben gehandelt wurde. Hier und da erblicken wir eine Dotterzelle, von Dotterschollen umgeben. Nähern wir uns der Peripherie, so stoßen wir zunächst auf die zahlreichen, einzelnen Ursegmente. Wir erkennen im Bilde oben in der Mitte das ausgedehnte prochelicere gelegene Cölomsäckchen des Kopflappens, weiter nach links das Cölomsäckchen des Chelicerensegments und so weiter sämtliche Cölomsäcke der Cephalothorakalsegmente, stets in unmittelbarer Nachbarschaft der zugehörigen Extremitätenanlage; weiter caudalwärts, im Bilde rechts unten, das Cölomsäckchen des ersten Abdominalsegments, dieses ohne Extremitätenanlage, dann die weiteren Cölomsäckchen der Abdominalsegmente. Diese lassen vom zweiten bis zum fünften je eine Extremitätenanlage erkennen. Es folgt das sechste Abdominalsegment mit zugehörigem Cölomsäckchen, das siebente von derselben Beschaffenheit, während nun der ziemlich einheitliche Schwanzlappen (*lob.caud.*) nur ein undeutlich metamer gegliedertes, aber verhältnismäßig langes Cölom besitzt, das offenbar aus der Verschmelzung von mindestens zwei Cölomsäckchen hervorgegangen zu sein scheint; eine genaue Zahl der im Schwanzlappen enthaltenen Metameren dürfte sich am Embryo von *Dolomedes* auf diesem Stadium kaum feststellen lassen; wie erinnere ich sein dürfte, konnte ich an Gesamtpräparaten von Embryonen aus jüngeren Stadien eine Zusammensetzung des Abdomens aus acht Segmenten + Telson feststellen (vgl. Fig. 2). Übrigens wird auf diese Frage noch einmal zurückgekommen werden.

Peripher vom Mesoderm zeigt uns Fig. 7 in fast kreisförmiger Anordnung die ektodermalen Elemente; die Beschreibung des hinteren Abschnittes des Keimstreifens, vom Chelicerensegment bis zum Schwanzlappen, erübrigt sich nach dem früher Gesagten; dagegen bedürfen die im Kopflappen dargestellten Bildungen der Erläuterung. Am weitesten rostral gelegen, erkennen wir auf der Figur oben in der Mitte die gewulstete Anlage eines Hauptauges (*H.A*); es folgt unmittelbar links die noch an der Oberfläche geöffnete Anlage einer Scheitelgrube, darauf eine bereits an der Oberfläche zum Schluss gelangte und in die Tiefe verlagerte Seitenblasenanlage.

Wie deutlich an der Figur ersehen werden kann, entstehen die beim ausgebildeten Thiere in der Nähe der Cheliceren liegenden Hauptaugen am vordersten Ende des gesammten Keimstreifens. Leider gelang es mir nicht, trotz zahlreicher in dieser Richtung unternommener Versuche, die Anlage der Hauptaugen an den Gesamtpräpa-

raten zu erkennen; trotzdem dürfte sich nach dem Gesagten die Lage dieser paarigen Anlagen an dem am weitesten rostral gelegenen Theile des Embryos ohne Schwierigkeit auch auf das Gesamtbild übertragen und wenigstens mit annähernder Genauigkeit auf Fig. 4 ganz oben in unmittelbarer Nähe des Sulcus anterior kennzeichnen lassen.

Im Vorhergehenden ist die Bildung der Hauptaugen, namentlich unter Berücksichtigung der jüngsten Entwicklungsstadien, dargestellt worden. Bevor auf die Würdigung der von früheren Beobachtern gemachten Angaben eingegangen werden soll, möge schon jetzt auf das Ergebnis meiner Befunde hingewiesen werden: der Nachweis einer von der Gehirnbildung unabhängigen Entstehung der Hauptaugen und die erneute Bestätigung ihrer Bildung aus einer von vorn herein doppelten, bilateral-symmetrisch angeordneten Anlage.

Dagegen ist es mir leider nicht gelungen, die Entstehung der Nebenaugen vollständig klar zu stellen. Nach Allem, was ich darüber ermitteln konnte, bilden sich die sechs Nebenaugen bei *Dolomedes* aus zwei jederseits oberhalb der in die Tiefe verlagerten Seitenblasen befindlichen einheitlichen, ektodermalen Anlagen. Jede dieser Anlagen (Fig. 13 *N.A.*) scheint je drei Nebenaugen zu liefern. Nach den an Sagittalschnitten gewonnenen Befunden scheint jede einzelne noch einheitliche Nebenaugenanlage aus der Verschmelzung von zwei quer gerichteten länglichen Vertiefungen im Ektoderm des Kopflappens hervorzugehen. Diese liegen an den beiden Rändern der in der Abschnürung begriffenen Seitenblase und gelangen zu völliger Verwachsung, sobald die ganze Seitenblasenanlage sich von der oberflächlichen Ektodermschicht ablöst und in die Tiefe sinkt.

Im Einzelnen dürften diese Verhältnisse am leichtesten aus der Vergleichung der Figg. 11—13 klar werden. Man sieht hier, dass die rostralwärts gelegene Vertiefung bedeutend flacher ist als die kaminförmige hintere. Ob an der Bildung der Seitenaugenanlage der oben beschriebene Ektodermzapfen beteiligt ist, wage ich nach meinen Befunden nicht zu entscheiden.

Die Lage der Nebenaugenanlagen am Kopflappen zeigt das in Fig. 7 dargestellte Übersichtsbild eines vollständigen Embryos. Es dürfte sofort auffallen, dass die bei der ausgebildeten Spinne bekanntlich in unmittelbarer Nähe der Cheliceren befindlichen Hauptaugen beim Embryo viel weiter rostralwärts liegen, ja so zu sagen den rostralen Pol des Embryo darstellen (*H.A.*), während die Nebenaugenanlagen weiter caudalwärts (*N.A.*) dicht vor den Cheliceren liegen. Es bedarf wohl kaum der Versicherung, dass hierbei jeder

Irrthum in der Bezeichnung der embryonalen Organanlagen ausgeschlossen ist. Vielmehr beweist eine sorgfältige Vergleichung der Präparate aus den verschiedensten Stadien in möglichst lückenloser Reihe, dass die in den Figuren als Hauptaugen (*H.A.*) bezeichneten Organe auch wirklich den späteren Hauptaugen homolog sind, eben so auch die Nebenaugen (*N.A.*) des Embryo in der That die Nebenaugen der erwachsenen Spinne darstellen. Die endgültige Stellung der Hauptaugen in der nächsten Nachbarschaft der Cheliceren lehrt uns schon ein Blick auf das in Fig. 18 dargestellte Stadium eines Embryos von 10 Tagen kennen. Auf dem in der Figur abgebildeten, der Medianebene stark genäherten Sagittalschnitte sind die Nebenaugenanlagen nicht getroffen. Bekanntlich liegen die Nebenaugen selbst später zum Theil (»vordere Seitenaugen« der ausgebildeten Spinne) rechts und links von den Hauptaugen (diese daher auch als »vordere Mittelaugen« bezeichnet), zum anderen Theile (»hintere Mittelaugen«, »hintere Seitenaugen«) mehr dorsalwärts.

Wie also die Entwicklungsgeschichte lehrt, können die seit langer Zeit üblichen Bezeichnungen »vordere Mittelaugen«, »hintere Mittelaugen« auch weiterhin zu Recht bestehen, unbeschadet ihrer das morphologische Verhalten im ausgebildeten Zustande allerdings nicht richtig kennzeichnenden Natur. Der von KISHINOUE gemachte Versuch, diese Bezeichnungen umzukehren, dürfte außerdem auch im Hinblick auf die in der systematischen Praxis eingebürgerte Nomenklatur recht bedenklich erscheinen.

Die völlige Umkehrung des primären embryonalen Lagerungsverhältnisses zwischen Haupt- und Nebenaugen in das sekundäre embryonale und gleichzeitig endgültige findet nach meinen Beobachtungen bei *Dolomedes* etwa am neunten Tage statt und verläuft innerhalb von 6 Stunden. In dieser verhältnismäßig kurzen Spanne Zeit geht also das primäre Verhältnis (rostral: Hauptaugenanlagen; weiter caudalwärts: Nebenaugenanlagen) in das sekundäre (rostral: Nebenaugenanlage; caudalwärts: Hauptaugenanlagen) über.

Eine genaue Darstellung dieses Vorganges kann ich leider nicht geben, so auch über die Art und Weise der allmählichen Abgliederung und in rostraler Richtung erfolgenden Verschiebung der hinteren Seitenaugen von der übrig bleibenden Nebenaugenanlage nichts aussagen; denn in Unkenntnis eines so rapiden Entwicklungsverlaufes unterließ ich es leider, die nöthigen Zwischenstadien zu konserviren. Wenn ich trotzdem den Versuch wage, das Wesentlichste an diesem Verlagerungsvorgange wenigstens annäherungsweise zu konstruiren,

so geschieht es nicht in der Absicht, damit eine Lücke in meinen Beobachtungen verdecken zu wollen, als vielmehr in der Überzeugung, dass unter Berücksichtigung des bereits vorliegenden, auch an anderen Vertretern gewonnenen empirischen Materials zwar nicht der Mangel an direkten Beobachtungen ersetzt, wohl aber einer späteren Untersuchung der Weg schon einigermaßen geebnet werden kann.

Bevor ich aber zur Begründung meiner Anschauung auf die Arbeiten von KISHINOUE und BRAUER eingehe, möchte ich zuvor einen kurzen Überblick über die Befunde anderer Forscher geben, so weit diese die in Rede stehenden Fragen behandelt haben. Wenn CLAPARÈDE an einem Aufsichtsbilde eines fast ausgebildeten Embryos von *Pholcus opilionides* in seinen »quatre sillons ophthalmiques« die Augen in ihrem allerersten Entwicklungsstadium vor sich zu haben wähnte, so darf uns diese allerdings irrtümliche Meinung nicht verwundern: war man doch zu seiner Zeit noch lediglich auf die Verwerthung von Gesamtpräparaten angewiesen, während die heute wohl unerlässliche Forderung, derartige Befunde durch Anwendung der Schnittmethode auf ihre Richtigkeit zu prüfen, in damaliger Zeit noch nicht gestellt werden konnte.

In neuester Zeit sind die Spinnenaugen von HENTSCHEL zum Gegenstande einer eingehenden monographischen Darstellung gemacht worden. Wir verdanken gerade dieser Arbeit eine Erweiterung und Befestigung unserer bisherigen Kenntnisse auf diesem Gebiete, vor Allem hinsichtlich der Anatomie und Histologie. Auch hat uns der genannte Forscher unter Anderem über die Art der Innervation aufgeklärt und dadurch ein bisher noch offenes Kapitel der Ontogenie zum Abschluss gebracht. Dagegen trägt diese Arbeit zur Kenntnis der Entwicklung der Haupt- und Nebenaugen gerade auf den frühesten Stadien wenig Neues bei, hauptsächlich, wie es scheint, weil es diesem Untersucher gerade an einer möglichst lückenlosen Reihe der jüngsten Stadien gänzlich gebrach. So wenigstens erkläre ich es mir, wenn HENTSCHEL, ohne Angabe eines Beleges und wohl aus theoretischen Gründen, die Entstehung der beiden Hauptaugen aus einer ursprünglich einheitlichen und erst sekundär paarigen Anlage vermuthet, während doch die Entstehung dieser Organe aus zwei selbständigen bilateral angeordneten Anlagen schon früher erkannt und noch unlängst wieder von KISHINOUE in seiner ausführlichsten Arbeit beschrieben wurde. Nach eigenen, an lückenlosen Serien von Sagittalschnitten gewonnenen Befunden kann ich meinerseits die Bildung der Hauptaugen aus zwei von vorn herein selbständig auftretenden

den Anlagen nur bestätigen und muss daher für *Dolomedes* die Vermuthung von HENTSCHEL als hinfällig bezeichnen.

Was schließlich die Bildung der Nebenaugen betrifft, so ist die von HENTSCHEL gegebene Darstellung dieses Vorganges bei Weitem nicht vollständig. Wenigstens beziehen sich die von ihm gemachten und an einem Schema veranschaulichten Angaben zweifellos auf eine verhältnismäßig vorgeschrittene Periode in der Entwicklung dieser Sinnesorgane, wogegen u. A. über den Ort ihrer Entstehung nähere Angaben nicht gemacht sind. Jedenfalls bezieht sich die von ihm gegebene Darstellung des Beginns der Nebenaugenentwicklung zweifellos schon auf eine ziemlich späte Phase, dürfte aber keinesfalls als Ausgangsstadium zu betrachten sein, und es scheint beinahe, als ob dieser Beobachter seine Angaben hauptsächlich nach an älteren Embryonen gewonnenen Befunden gemacht hätte; es erscheint dies um so auffallender, als bereits 1891 KISHINOUE in einem seine Hauptarbeit ergänzenden Nachtrage gerade dieser Frage seine erneute Aufmerksamkeit geschenkt hat.

Eben so wenig lässt sich die von mir gegebene Darstellung der Augenbildung bei *Dolomedes* mit der von PURCELL für die Entwicklung der Phalangidenaugen gelieferten Beschreibung in Übereinstimmung bringen. Auch er lehrt die früher auch für die Ontogenie des Skorpions geltende und hier erst durch BRAUER widerlegte Ansicht von einem zwischen der Bildung des Gehirns und der Augen bestehenden Zusammenhang.

Dagegen ist es meines Ermessens von um so größerem Interesse, dass auch PURCELL für den Embryo der Phalangiden eine in caudaler Richtung erfolgende und sich bis an die Basis der Cheliceren erstreckende Verschiebung der auch hier ursprünglich am rostralen Pol belegenen Augenfallen angiebt, eine Beobachtung, die sich mit der oben von mir geäußerten Vermuthung deckt.

Ich komme nun auf die Befunde von KISHINOUE zurück. Während es diesem Beobachter nachträglich geglückt ist, die zuerst von ihm übersehenen ursprünglichen Anlagen der Nebenaugen aufzufinden, scheint ihm dieser Erfolg für die Hauptaugen nicht vergönnt gewesen zu sein. Jedenfalls hat er in seiner ausführlichen Arbeit, die sich durch die reichliche Ausstattung mit trefflichen Abbildungen um so brauchbarer erweist, das von mir oben eingehend behandelte Anfangsstadium in der Entwicklung dieser Sinnesorgane übergangen. Denn was er in Fig. 48 auf Taf. XVI an einem Sagittalschnitt durch den Kopflappen eines *Agalena*-Embryos abbildet, ist keineswegs die

früheste Entwicklungsphase, sondern stellt meines Ermessens ein etwas vorgeschrittenes Stadium dar. Höchstwahrscheinlich handelt es sich hierbei um das mir entgangene Zwischenstadium, welches sich passend zwischen die von mir in Fig. 16 und 18 gegebenen Darstellungen einschalten ließe. Denn auf dem Bilde von KISHINOUE ist der auf meiner Fig. 16 noch erkenntliche, ektodermale Zusammenhang zwischen der Augenanlage und der bereits abgeschnürten halbkreisförmigen Grube bereits aufgelöst; dafür hat sich die Augenfalte bereits eine Strecke weit in caudaler Richtung verschoben und kommt über die aus der Seitenblase hervorgegangene Gehirnanlage (das Ganglion opticum) zu liegen. — Nur einen Schritt weiter, und wir haben das von mir in Fig. 18 dargestellte Stadium vor uns!

Es würde uns zu weit führen und kann desshalb nicht in meiner Absicht liegen, alle Einzelheiten der Abbildung dieses fast genau durch die Medianlinie gelegten Sagittalschnittes eines Embryos vom elften Tage eingehend zu beschreiben. Indessen möchte ich doch das Wesentlichste hervorheben. Wir erkennen deutlich die Anlage des gesamten Nervensystems, das sich auf diesem Stadium noch bis weit ins Abdomen hinein erstreckt, wenn es auch den Höhepunkt in der Entwicklung seiner Längendimensionen bereits überschritten hat. Da auf die Zusammensetzung der abdominalen Nervenmasse (*ggl.abd*) noch unten zurückgekommen werden soll, können wir uns sogleich mit dem Nervensystem des Cephalothorax beschäftigen. Wir erkennen bereits eine Sonderung in die ventral gelegene Ganglienmasse und die dorsale, in Entwicklung begriffene Fasersubstanz, die in der Figur noch homogen erscheint. Die erstere zeigt uns eine Zusammensetzung aus sechs getrennten Ganglienanlagen, den vier Pedalganglien (*ggl.pe₁—pe₄*), dem Pedipalpenganglion (*ggl.pepa.*) und dem Chelicerenganglion. Wie die Richtung der im tangentialen Schnitt nur eben angedeuteten Mundöffnung (*stom.*) errathen lässt, befindet sich das Chelicerenganglion gerade im Begriff, seine postorale Lage in eine präorale zu verwandeln (was deutlicher in Fig. 17 erkannt werden kann). Es stellt daher auf diesem Stadium noch die Verbindung der Extremitätenganglien mit dem eigentlichen Gehirn dar. An diesem erkennen wir unweit der Hauptaugenanlage (*H.A.*) das aus der Seitenblase hervorgegangene optische Ganglion (*ggl.opt.*), das im Inneren bereits die Anlage einer Querkommissur zeigt und weiter rostralwärts die aus der halbkreisförmigen Grube und den angrenzenden ektodermalen Partien des Kopflappens entstandenen Hirntheile. Weiter möchte ich noch auf das in der Figur abgebil-

dete Proctodäum und die gleichfalls ektodermale und in dieser ihrer Eigenschaft zeitweilig von KISHINOUE verkannte und als mesodermal ausgegebene Rectalblase (*ves.rect.*) hinweisen, um dann noch einen Blick auf Fig. 17 zu werfen.

Diese Figur stellt einen im Bereich des Cephalothorax beinahe mit der Medianebene zusammenfallenden Sagittalschnitt eines Embryos dar, der dem in Fig. 18 dargestellten in der Ausbildung nur wenig voraus ist. Vor Allem zeigt diese Abbildung die dorsal von den zugehörigen Ganglien gelegenen Querkommissuren. Von diesen gehören fünf zu den paarig angelegten Ganglien der endgültig postoral verbleibenden Extremitäten (*ggl.pepa.*, *ggl.pe₁.*, *ggl.pe₂.*, *ggl.pe₃.*, *ggl.pe₄.*). Außerdem aber erkennen wir, unmittelbar ihrem Ganglion aufgelagert, noch sechs weitere abdominale Querkommissuren, die auf diesem Stadium noch selbständig erscheinen. Dagegen haben sie bereits ihre ursprüngliche, abdominale Lage verlassen und sind weiter nach vorn, zum Theil schon in den Bereich des Cephalothorax eingerückt, damit auch ihrerseits an der sich in dieser Zeit abspielenden allgemeinen Konzentration der gesammten postoralen Nervenmasse in rostraler Richtung theilnehmend. Caudalwärts auf diese sechs selbständigen Abdominalganglien folgt noch ein Komplex verschmolzener. Dieser scheint aus mindestens drei hervorgegangen zu sein, wenn ich dies aus der Zahl der zugehörigen Querkommissuren schließen darf. Doch glaube ich an einigen Schnitten noch eine, allerdings undeutliche vierte wahrgenommen zu haben; jedenfalls dürfte sich die genaue Zahl der in diesen Komplex aufgegangenen Ganglienanlagen kaum feststellen lassen.

Nach meinen Befunden dürften im Abdomen im Ganzen also neun bis zehn Ganglien zur Anlage kommen, so dass ich als Gesamtzahl der das Nervensystem von *Dolomedes* bildenden Ganglien 17 bis 18 angeben zu können glaube, nämlich jederseits:

- 1) halbkreisförmige Grube,
- 2) Seitenblase,
- 3) Chelicerenganglion,
- 4) Pedipalpenganglion,
- 5) Ganglion des ersten Beines,
- 6) Ganglion des zweiten Beines,
- 7) Ganglion des dritten Beines,
- 8) Ganglion des vierten Beines,
- 9) Ganglion des ersten Abdominalsegments,
- 10) Ganglion des zweiten Abdominalsegments,

- 11) Ganglion des dritten Abdominalsegments,
- 12) Ganglion des vierten Abdominalsegments,
- 13) Ganglion des fünften Abdominalsegments,
- 14) Ganglion des sechsten Abdominalsegments,
- 15) } siebenten Abdominalsegments,
- 16) } verschmolzene Ganglien des } achten Abdominalsegments,
- 17) } } neunten Abdominalsegments,
- ?18) } } ? zehnten Abdominalsegments.

Außer diesen Verhältnissen zeigt uns Fig. 17 noch ein aus der Seitenblase hervorgegangenes optisches Ganglion (*ggl.opt.*) in unmittelbarer Nähe einer Hauptaugenanlage (*H.A.*), die trotz ihrer paramedianen Lage noch durch den Schnitt getroffen und in die Ebene der Zeichnung gefallen ist; ferner die jetzt deutlich präorale Lage des Chelicerenganglions (*ggl.chece.*); die fast durch den gesamten Cephalothorax reichende, ektodermale Anlage des Vorderdarms mit dem vom Rostrum (*rostr.*) und Labium (*lab.*) eingeschlossenen Stomodäum (*stom.*), an der wir außer einem endothelartigen, dorsalen Mesodermbelag noch die Anlage der gewaltigen Saugmuskulatur (*muscul.dilat.*) bemerken; die beinahe tangential getroffene Rectalblase; an der Dorsalseite des Abdomens erkennen wir die metamer angeordneten Anlagen der Flügelmuskeln des Herzens (*muscul.al.e.*), dessen Lage wir schon auf Fig. 18 angedeutet sahen (*c.*). Weitere Einzelheiten dürften aus der Figurenbezeichnung verständlich werden.

Die von mir oben gemachten Angaben über den Eintritt und Verlauf einer in caudaler Richtung erfolgenden, allmählichen Verlagerung der ursprünglich am rostralen Pol liegenden Hauptaugenanlagen des Embryos von *Dolomedes* können sich, wie schon oben mitgeteilt, nicht auf an lückenloser Stadienreihe gewonnene Befunde stützen. Dafür dürften sie jedoch im Hinblick auf die neuerdings von BRAUER für den Embryo des Skorpions festgestellten Verhältnisse meiner Ansicht nach nicht unwesentlich an Wahrscheinlichkeit gewinnen.

Nach den Mittheilungen dieses Untersuchers entstehen auch beim Skorpion die Hauptaugen nach dem Beginn der Abschnürung der Scheitelgruben und unabhängig davon aus zwei bilateral angeordneten, rostralwärts von jenen gelegenen Faltenbildungen, die im Wesentlichen mit den von mir am Embryo von *Dolomedes* beschriebenen Anlagen übereinstimmen. Wie aber nun BRAUER es namentlich an seinen Oberflächenbildern vom Kopf des Skorpionsembryos in einwandfreier Weise hat zeigen können, findet hier eine in cau-

daler Richtung erfolgende Verschiebung der Hauptaugenanlagen in der Weise statt, dass die diese Gebilde tragende Ektodermfalte sich in caudaler Richtung, gleichsam wie ein schließbares Helmvisier, über den Kopf herunterschiebt, und dann endgültig anwächst, ein Vorgang, bei dem die beiden Mittelaugen des Skorpions bis in die Nachbarschaft des Mundes des Embryos, oder um den Beobachter selbst sprechen zu lassen »bis zum Wulst der Oberlippe« verschoben werden.

Mit dieser Beschreibung zeigen nun meine Befunde trotz ihrer Lückenhaftigkeit eine nicht zu verkennende Übereinstimmung, wenn allerdings auch die unmittelbare Beobachtung der einzelnen Phasen dieser Vorgänge mir leider nicht geglückt ist. Jedenfalls aber zeigt der Vergleich der Figg. 4 und 5, wie auch beim Embryo von *Dolomedes* außer der für den Spinnenembryo schon bekannten, in caudaler Richtung erfolgenden Verschiebung des Mundes und der dadurch bedingten präoralen Lagerung der Cheliceren auch der Sulcus medius anterior (*s.med.ant.*) mit zunehmendem Alter (Fig. 5 stellt einen beinahe völlig ausgebildeten Embryo dar) bedeutend an Länge zunimmt. Dadurch kommen die unweit seines (caudalen) Hinterendes entstandenen Hauptaugen schließlich ganz in die Nähe der Cheliceren zu liegen, während die Nebenaugen von derartigen Verschiebungen verschont bleiben und ihre primäre Lage mehr oder weniger beibehalten.

Übrigens lassen auch die neuerdings von PEREYASLAWZEWA gegebenen Abbildungen vom Kopflappen der Embryonen von *Phrynos caracasanus* Simon und *Phryniscus bacillifer* Gerstäcker die starke Längsausdehnung jenes medianen Spaltes erkennen, eben so auch die eigenthümliche Viertheilung des Kopflappens, wie ich sie für den Embryo von *Dolomedes* in Fig. 5 dargestellt habe. — Ob aber dieser Forscherin der Nachweis rudimentärer Antennen so wie der Entstehung der Augen beim Phrynidenembryo völlig gelungen ist, dürfte bezweifelt werden können.

Im Vorigen ist nachzuweisen versucht, dass die primäre Lage und Stellung der Augen schon innerhalb der Embryonalentwicklung ganz erhebliche Veränderungen erfährt. Nun schwankt bekanntlich besonders bei den verschiedenen Vertretern der Araneen, aber auch denen anderer Arachnoiden außer der Zahl der Nebenaugen gerade auch die Lage und Stellung sämtlicher Augen zwischen außerordentlich weiten Grenzen. Im Hinblick auf diese Thatsachen dürfte desshalb wohl der Vermuthung Ausdruck gegeben werden können, in diesem angedeuteten Parallelismus zwischen Ontogenie und Systematik eine Bestätigung des biogenetischen Grundgesetzes erblicken zu müssen.

Ich bin am Ende meiner Darlegungen angelangt und möchte meine Ergebnisse kurz dahin zusammenfassen:

1) Am Kopflappen des *Dolomedes*-Embryos werden Antennen in keinem Stadium angelegt.

2) Eine äußerlich sichtbare Segmentirung des Kopftheiles findet nicht statt; dagegen

3) besitzt der Kopflappen ein Paar prochelicärer Cölome, wodurch das Vorhandensein eines vom Acron unabhängigen prochelicären Kopfsegmentes wahrscheinlich gemacht wird.

4) Die Anlage der Hauptaugen steht mit der Bildung des Gehirns nicht im Zusammenhang.

5) Die Bildung des Gehirns beginnt mit der Einstülpung der Seitenblasen, worauf die Anlage der halbkreisförmigen Gruben stattfindet.

6) Die aus zwei ursprünglich selbständig am rostralen Pol angelegten Faltenbildungen hervorgehenden Hauptaugen liegen bei der ausgebildeten Spinne weiter caudalwärts.

7) Die in der Gegend der beiden Seitenblasen entstandenen Nebenaugen verändern ihre Lage nur unbedeutend.

8) Der embryonale Cephalothorax zeigt folgende Ganglienanlagen:

- 1) ein Paar Scheitelgrubenanlagen,
- 2) ein Paar Seitenblasenanlagen,
- 3) ein Paar Chelicerenganglien,
- 4) ein Paar Pedipalpenganglien,
- 5) ein Paar Ganglien des ersten Beinpaares,
- 6) ein Paar Ganglien des zweiten Beinpaares,
- 7) ein Paar Ganglien des dritten Beinpaares,
- 8) ein Paar Ganglien des vierten Beinpaares.

9) Das embryonale Abdomen zeigt in toto eine Zusammensetzung aus acht Segmenten + Telson, während die Beschaffenheit des abdominalen Nervensystems des Embryos eine höhere Zahl (etwa zehn) von Metameren des Abdomens andeutet.

Berlin, 9. Juli 1902.

Litteratur.

1. F. M. BALFOUR, Notes on the development of the Araneina. Quart. Journ. Micr. Sc. XX. 1880.
- 1a. — Handbuch der vergleich. Embryologie. I. II. Jena 1880.
2. M. BALBIANI, Mém. sur le développement des Aranéides. Ann. Sci. Nat. (5) XVIII. Paris 1873.
3. BRAUER, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. I. Diese Zeitschr. Bd. LVII. 1894. II. Ebenda. Bd. LIX. 1895.
4. CORN. CHYZER et LADISL. KULCZYNSKI, Araneae hungaricae. Budapest 1891.
5. E. CLAPARÈDE, Recherches sur l'évolution des Araignées. Natuurk. Verh. Prov. Utrechtsch Genootsch. Kunst. Wetensch. Deel I. Stuk 1. Utrecht 1862.
6. C. CLAUS, Prof. E. RAY LANKESTER's Artikel »Limulus an Arachnid« und die auf denselben gegründeten Prätionen und Anschuldigungen. Arb. Zool. Instit. Wien und Triest. XVII. 1886.
- 6a. — Lehrbuch der Zoologie. 5. Auflage. Marburg 1891.
7. MC. COOK, American spiders and their spinning work. A natural history of the orbweaving spider of the United States with special regard to their industry and habits. Acad. of Nat. Sci. Philadelphia 1889—1893.
8. CRONEBERG, Über die Mundtheile der Arachniden. Archiv für Naturgesch. 46. Jahrg. 1880.
9. EMERTON, Observations on the development of Pholcus. Proc. Boston. Soc. Nat. Hist. XIV. 1870—1871.
10. V. FAUSSEK, Zur Anatomie und Embryologie der Phalangiden. Biol. Centralblatt. Bd. XII. 1892.
11. H. GRENACHER, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen 1879.
12. B. HATSCHEK, Lehrbuch der Zoologie. 1. bis 3. Lieferung. Jena 1888—1891.
13. E. HENTSCHEL, Beiträge zur Kenntniss der Spinnenaugen. Zool. Jahrb. Abth. Anat. Ontog. Bd. XII. Jena 1899.
14. J. M. HEROLD, Exercitationes de animalium vertebrae carentium in ovo formatione: I. De generatione Araneorum in ovo. Marburg 1824.
15. R. HERTWIG, Lehrbuch der Zoologie. 4. Auflage. Jena 1897.
16. RICH. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901.
17. R. HEYMONS, Über die Bildung der Keimblätter bei den Insekten. Sitzungsbericht. Akad. Wiss. Berlin. Nr. 1. 1894.
18. — Die Segmentirung des Insektenkörpers. Abhandl. Akad. Wiss. Berlin. 1895.
19. — Die Entwicklungsgeschichte der Skolopender. Zoologica. Heft 33. Stuttgart 1901.
20. — Biologische Beobachtungen an asiatischen Solifugen, nebst Beiträgen zur Systematik derselben. Verl. d. Akad. Wiss. Berlin. 1902.

21. A. JAWOROWSKI, Über die Extremitäten bei den Embryonen der Arachniden und Insekten. Zool. Anz. XIV. Nr. 363, 364. 1891.
22. — Über die Extremitäten, deren Drüsen und Kopfsegmentirung bei *Trochosa singoriensis* Laxm. Ibid. XV. Nr. 392. 1892.
23. — Die Entwicklung der sogenannten Lungen bei den Arachniden und speciell bei *Trochosa singoriensis* Laxm., nebst Anhang über die Crustaceenkiemen. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894.
24. — Die Entwicklung des Spinnapparates bei *Trochosa singoriensis* Laxm. mit Berücksichtigung der Abdominalanhänge und der Flügel bei den Insekten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XXX. Jena 1896.
25. — Zu meiner Extremitäten- u. Kiementheorie bei den Arthropoden. Zool. Anz. XX. Nr. 532. XXI. 1897.
26. L. KATHARINER, Beobachtungen über die Brutpflege einer Spinne (*Stegodyphus lineatus* Latr.). Biol. Centralbl. 1901.
27. K. KISHINOUE, On the development of Araneina. Journ. of the Coll. of Sc. Univ. IV. Japan 1890.
28. — On the lateral eyes of Spiders. Ibid. V, 1. Japan 1892.
29. — On the development of *Limulus longispina*. Ibid. V, 1. Japan 1892.
30. — Note on the coelomic cavity of the Spider. Ibid. VI. Japan 1894.
31. KORSCHOLT-HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Jena 1891.
32. LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. Jena 1894.
33. E. R. LANKESTER, *Limulus* an Arachnid. Quart. Journ. Micr. Sc. XXI. 1881.
34. W. A. LOCY, Observations on the development of *Agalena naevia*. Ref. in: Biol. Centralbl. VI. 1886/1887. (MINOT.)
35. H. LUDWIG, Über die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen.
36. E. L. MARK, Simple eyes in Arthropods. Bull. Mus. Harv. Coll. XIII. 1887.
37. J. MORIN, Zur Entwicklungsgeschichte der Spinnen. Biol. Centralbl. VI. 1887.
38. S. PEREYASLAWZEWA, Développement embryonnaire des Phrynes. Ann. Sc. Nat. Zool. Pal. XIII. No. 2, 3. Paris 1901.
39. S. POKROWSKI, Noch ein Paar Kopfhöcker bei den Spinnenembryonen. Zool. Anz. XXII. 1899.
40. — Beobachtungen über das Eierablegen bei *Pholcus*. Ibid. XXII. 1899.
41. F. PURCELL, Über den Bau der Phalangidenaugen. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894.
42. — Über den Bau und die Entwicklung der Phalangidenaugen. Zool. Anz. XV. 1892.
43. G. SAINT-RÉMY, Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates. Arch. zool. exp. gén. V. Suppl. 1887.
44. E. SIMON, Les Arachnides de France. Paris 1879.
45. SCHIMKEWITSCH, Études sur l'anatomie de l'Epeire. Ann. Sc. Nat. XVII. 1884.
46. — Zur Entwicklungsgeschichte der Araneen. Zool. Anz. 1884.
47. O. L. SIMMONS, Development of the lungs of spiders. Tufts Coll. Stud. No. 2. 1894.
48. H. VIALLANES, Recherches comparatives sur l'organisation du cerveau dans les principaux groupes d'Arthropodes. Ann. Sc. Nat. XIV. 1893.
49. C. VOGT u. E. YOUNG, Lehrbuch der praktischen, vergleichenden Anatomie. II. Braunschweig 1889—1894.

50. J. WAGNER, Beiträge zur Phylogenie der Arachniden. Jen. Zeitschr. Nat. Bd. XXIV. (Neue Folge XXII.) 1895.
 51. B. WEISSENBORN, Beiträge zur Phylogenie der Arachniden. Ibid. Bd. XX. (Neue Folge XIII.) 1887.

Erklärung der Abbildungen.

In Folge der Verkleinerung der Originalfiguren treten auf den Tafeln die Umrisslinien der Schnittfiguren zum Theil etwas zu stark hervor.

Buchstabenerklärung:

<i>A</i> , Auge;	<i>is</i> , Intersegmental-;
<i>abd</i> , Abdominal-	<i>lab</i> , Labium;
<i>bl</i> , (einschichtiges) Blastoderm;	<i>lob.cap</i> , Kopflappen;
<i>c</i> , Herz;	<i>lob.caud</i> , Schwanzlappen;
<i>caud</i> , Schwanz;	<i>m, mes</i> , Mesodermzellen;
<i>chece</i> , Cheliceren;	<i>muscul.al.c</i> , Flügelmuskeln des Herzens;
<i>coel</i> , Cölom;	<i>muscul.dilatata</i> , Saugmuskulatur;
<i>coel.pe</i> , Cölomsäckchen des Beines;	<i>N.A</i> , Nebenaugen;
<i>coel.proch</i> , procheliceres Cölomsäckchen;	<i>oe</i> , Vorderdarm;
<i>co</i> , Querkommissur;	<i>pepa</i> , Pedipalpen;
<i>co.abd</i> , erste abdominale Querkommissur;	<i>pe₁</i> , erstes Beinpaar;
<i>D</i> , Dotterschollen;	<i>proc.lat</i> , Processus lateralis;
<i>d</i> , Dotterzellen;	<i>procto</i> , Proctodäum;
<i>e.ecto</i> , ektodermaler Keimstreifen;	<i>re</i> , Retinaanlage des Hauptauges;
<i>fi</i> , Spinnwarzenanlagen;	<i>rostr</i> , Rostrum;
<i>fov.semicirc</i> , Scheitelgruben;	<i>rostr + lab</i> , erstes Stadium der Mundbildung;
<i>ggl</i> , Ganglion;	<i>sg</i> , Segment;
<i>ggl.abd</i> , erstes Abdominalganglion;	<i>sg.abd₍₁₎</i> , (erstes) Abdominalsegment;
<i>ggl.chece</i> , Chelicerenganglion;	<i>s</i> , Sulcus;
<i>ggl.opt (vesic.lat)</i> , optisches Ganglion;	<i>s.ant, s.med.ant</i> , vorderer medianer Spalt;
<i>ggl.papa</i> , Pedipalpenganglion;	<i>s.is₍₁₎</i> , (erste) Intersegmentalfurche;
<i>ggl.pe₍₁₎</i> , Ganglion des (ersten) Beinpaares;	<i>s.med</i> , siehe <i>s.ant</i> ;
<i>H.A</i> , Hauptaugen (vordere Mittelaugen);	<i>se₁ — —</i> , Schnittlinie des ersten Querschnittes mit der Zeichnungsebene;
<i>hy</i> , Hypodermis des Hauptauges (liefert Linse und Glaskörper);	<i>stom</i> , Stomodäum;
	<i>vesic.lat, ves.lat</i> , Seitenblase;
	<i>vesic.rect</i> , Rectalblase.

Tafel VII und VIII.

Fig. 1. Keimstreifen eines Embryos von *Dolomedes fimbriatus*, etwa 7 Tage alt, vom darunterliegenden Dotter abgelöst und in eine Ebene ausgebreitet; noch mit deutlicher Segmentirung, die Segmente des Cephalothorax tragen stummelförmige Extremitäten. Vergrößerung 33/1.

Fig. 2. Dasselbe, in einem Alter von ungefähr 10 Tagen, zweites bis viertes Abdominalsegment zeigen Extremitätenanlagen. Vergr. 38/1.

Fig. 3. Kopflappen eines 24 Stunden älteren Embryos; die erste Anlage des Ganglion opticum und der Mundöffnung sichtbar. Vergr. 40/1.

Fig. 4. Derselbe, etwa 6 Stunden älter, zeigt die erste Anlage des Gehirns in Form der Scheitelgruben. Vergr. 53/1.

Fig. 5. Kopftheil eines fast völlig ausgebildeten Embryos; zeigt die Verlagerung des Mundes und der Cheliceren. Vergr. 56/1.

Fig. 6. Paramedianer Längsschnitt durch einen Embryo im Stadium des in Fig. 1 dargestellten; im Kopftheil ein procheliceres Cölomsäckchen. Vergr. 66/1.

Fig. 7. Paramedianer Längsschnitt durch einen Embryo etwa auf dem Stadium von Fig. 4; Kombinationsbild, zeigt fast sämtliche Ursegmente, die Anlage der Haupt- und Nebenaugen, des Gehirns und des Ganglion opticum. Vergr. 66/1.

Fig. 8 u. 9. Querschnitte durch den Kopftheil von Embryonen im Stadium der Fig. 4; auf dieser (se_2 — — —, se_1 — — —) die Schnittrichtung angedeutet. Vergr. 66/1, 94/1.

Fig. 10. Sagittaler Längsschnitt durch das Abdomen eines Embryos von *Agalena labyrinthica*; zeigt sämtliche Abdominalsegmente, etwa im Stadium von Fig. 2. Vergr. 106/1.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch die Seitenblase, etwa im Stadium der Fig. 3. Vergr. 233/1.

Fig. 12. Dasselbe auf einem etwas älteren Stadium; die Seitenblase bereits geschlossen; die Nebenaugenanlage auf einem sehr frühen Stadium. Vergr. 233/1.

Fig. 13. Dasselbe in etwas vorgeschrittenerer Entwicklung, zugleich die Anlage des Gehirns (Scheitelgrube) zeigend. Vergr. 280/1.

Fig. 14. Sagittaler Längsschnitt durch den Kopftheil eines Keimstreifens im Stadium von Fig. 4. Erstes Auftreten der Scheitelgrube. Vergr. 260/1.

Fig. 15. Dasselbe, etwas älter; erste Anlage der Hauptaugen. Vergr. 260/1.

Fig. 16. Noch weiter entwickelter Embryo; Anlage der Hauptaugen und des Gehirns beendet. Vergr. 393/1.

Fig. 17 u. 18. Zwei Sagittalschnitte durch ältere Embryonen; der der Medianebene mehr genäherte (Fig. 17) zeigt die Anlage des Vorderdarmes, der Rectalblase, vom Nervensystem die Verlagerung des Chelicerenganglion, die Querkommissuren u. A.; auf dem in Fig. 18 dargestellten paramedianen Sagittalschnitt lässt sich das gesammte Nervensystem erkennen. Vergleiche die Buchstabenerklärung. Vergr. 94/1.

Untersuchungen über Zellverbindungen.

Von

Dr. August Schuberg,

a. o. Professor in Heidelberg.

I. Theil.

Mit Tafel IX—XV.

Die nachstehenden Untersuchungen beschäftigen sich mit den zwischen den Zellen thierischer Organismen vorkommenden Verbindungen. Wiewohl solche seit langer Zeit bekannt sind, hat man ihnen in ihrer Gesammtheit doch erst in neuerer Zeit mehr Beachtung zu schenken angefangen. Aber die Zahl von Studien, die speciell auf ihre Erforschung gerichtet wurden, ist trotzdem noch immer eine relativ geringe, namentlich so weit es sich um die Verbindung von Zellen verschiedener Gewebe unter einander handelt. Besonders diese, zum Theil aber auch die innerhalb ein und desselben Gewebes bestehenden Zellverbindungen sind vielfach nur nebenher, gelegentlich anderer Untersuchungen, beobachtet und beschrieben worden. Eine Ausnahme machen eigentlich nur die für Epithelien und glatte Muskelfasern beschriebenen »Zellbrücken«, über welche eine eigene Litteratur entstanden ist.

Die Frage nach dem Bestehen solcher Zellverbindungen ist jedoch durchaus keine nebensächliche, sondern in verschiedenster Richtung von Bedeutung. Aber erst allmählich scheint sich auch die Erkenntnis dieser allgemeineren Bedeutung Bahn zu brechen, woran natürlich die Thatsache, dass auf dem Gebiete der Zellverbindungen noch außerordentlich viel zu erforschen ist, wesentlich mit Schuld trägt.

Was auf diesem Gebiete bisher erreicht ist, möchte ich versuchen, zur Einführung in meine eigenen Beobachtungen, in dem folgenden Abschnitte darzustellen. Es kommt mir dabei nicht darauf an, Alles

bis jetzt Bekannte im Einzelnen aufzuführen, sondern vor Allem darauf, die Anfänge unserer Kenntnisse von den Zellverbindungen zu schildern, und besonders dasjenige hervorzuheben, was allgemeinere Anerkennung oder wenigstens Beachtung gefunden zu haben scheint.

I. Übersicht über den gegenwärtigen Stand der Frage nach dem Vorkommen von Zellverbindungen im thierischen Organismus.

1. Verbindungen zwischen den Zellen der Binde-substanzen.

Die Vorstellung, dass sich zellige Elemente des thierischen Organismus mit einander verbinden, ist so alt wie die Zellenlehre selbst. Schon SCHWANN, der Begründer der Zellenlehre für die thierischen Organismen, beobachtete derartige Verbindungen. So berichtete er von den »Pigmentramifikationen« in der Haut der Froschlarven (39, p. 89): »Es kommt zuweilen vor, dass eine solche Pigmentfaser [d. h. der Fortsatz einer Pigmentzelle] ununterbrochen von einem Zellkörper zum anderen fortgeht, z. B. Fig. 9 a. Man kann sich dies so vorstellen, dass die Verlängerungen zweier Zellen sich an einer Stelle begegnen. Ob an einer solchen Stelle die Scheidewände resorbirt werden, lässt sich hier nicht sicher unterscheiden, da beim Pigment keine Bewegung aus einer Zelle in die andere stattfindet. Man sollte es aber vermuthen, weil man sonst an der Stelle, wo die Verlängerungen zusammenstoßen, eine Unterbrechung des Pigmentes, entsprechend der doppelten Dicke der Zellenwand, sehen müsste.« Von den »Knochenkörperchen«, die er, namentlich wegen ihrer Ähnlichkeit mit Pigmentzellen, schon für »sternförmige« Zellen hielt (p. 116), gab er an: »Die Höhlen communiciren nicht unmittelbar mit einander, die Kanälchen aber vereinigen sich oft« (p. 110). Bei den gewöhnlichen Bindegewebszellen des Froschlarvenschwanzes, über deren wirkliche Natur er indessen noch nicht zu einer sicheren Vorstellung gelangte, scheint er die Verbindung der Ausläufer für unsicher, bezw. nicht regelmäßig gehalten zu haben (p. 186): »Es kommen . . . im Schwanze der Froschlarven eine Menge sternförmiger Zellen vor. Sie liegen unter dem Epithelium und unter den Pigmentzellen, enthalten kein Pigment, sondern eine farblose oder blassgelbliche Substanz; sie schicken bald mehr, bald weniger Fortsetzungen nach verschiedenen Seiten ab, die aber gewöhnlich nur kurz sind und gewöhnlich nicht mit den Fortsetzungen anderer in Verbindung treten.« Dagegen glaubte er aus Beobachtungen am Froschlarven-

schwanz und besonders an Hühnerembryonen schließen zu müssen, dass die Kapillargefäße durch Verbindung sternförmiger Zellen entstanden. »Unter den Zellen, woraus die Keimhaut [eines 36 Stunden bebrüteten Hühnereies] besteht, bilden sich einige in gewissen Entfernungen von einander gelegene, durch Verlängerung nach verschiedenen Seiten hin zu sternförmigen Zellen, den primären Kapillargefäßzellen, aus. Die Verlängerungen verschiedener Zellen stoßen auf einander, verwachsen, die Scheidewände werden resorbiert, und so entsteht ein Netz sehr ungleichmäßig dicker Kanälchen, indem die Verlängerungen der primären Zellen viel dünner sind, als die Zellenkörper« (p. 188). Auch die Muskeln und Nerven fasste er vermuthungsweise als Gewebe auf, »die aus Zellen entstehen, deren Wände und deren Höhlen mit einander verschmelzen« (p. 155), Anschauungen, die jedoch schon ziemlich bald Widerspruch erfuhren (REMAK, 47, p. 26; 55, p. 177), wie denn auch die Deutung der »Knochenkörperchen« und der von ihnen ausgehenden Kanälchen als »sternförmiger Zellen« zunächst wenig Anklang fand.

Im Jahre 1850 »beschrieb und zeichnete A. BERGMANN (Disqu. microsc. de cartilagin. 1850, Fig. 6, p. 29) aus Knorpeln der *Loligo* verästelte und anastomosirende, kernhaltige Knorpelkörperchen, deren Ähnlichkeit mit Knochenkörperchen er hervorhob. QUECKETT (Catalogue of the histological series in the Museum of the Royal College of Surg. 1850, Vol. I, p. 120, Pl. VI, Fig. 1) beschrieb und bildete dasselbe von der *Sepia officinalis* ab«¹.

Vor Allem waren es aber die Untersuchungen VIRCHOW's und seiner Schüler über die Binde-substanzen, sowie andere, zum Theil an VIRCHOW sich anschließende Arbeiten, durch welche der Nachweis anastomosirender Zellen in den sog. Binde-substanzen in grundlegender Weise erbracht wurde.

In der bekannten Arbeit über »die Identität von Knochen-, Knorpel- und Bindegewebskörperchen, sowie über Schleimgewebe« stellte VIRCHOW den Satz auf (51, p. 156): »Knochen-, Knorpel und Bindegewebe bestehen in gleichartiger Weise aus Zellen und Intercellularsubstanz, von denen die ersteren rund, oval, linsenförmig, geschwänzt, verästelt und anastomosirend² erscheinen, die letztere hyalin, körnig, streifig

¹ BERGMANN's und QUECKETT's Schriften standen mir nicht zur Verfügung; ich citire sie nach VIRCHOW (51, p. 152).

² Im Original ist der ganze Satz gesperrt gedruckt, ich hebe hier bloß das für uns wichtige Wort »anastomosirend« durch stärkeren Druck hervor; in anderen Citaten werde ich, so weit es nöthig erscheint, eben so verfahren.

und faserig sein kann.« Vom Bindegewebe wird speciell hervor-
gehoben, dass in ihm nach gewissen Behandlungen »je nach Um-
ständen isolirte oder **anastomosirende**, runde, ovale, geschwänzte oder
sternförmige, verästelte Zellen erscheinen« (p. 157). Die Kerne dieser
Zellen »verästeln sich nicht; auch sah VIRCHOW kein sicheres Beispiel
ihrer Berührung, Anastomose und Verwachsung. Das, was man als
Verwachsung gesehen hat, ist der Zellenfortsatz, der gewöhnlich als
ein sehr feiner, äußerst dünn kontourirter Faden fortgeht und **häufig**
die deutlichsten Anastomosen mit anderen Zellen und Zellenfortsätzen
eingeht«. Freilich dachte sich VIRCHOW damals noch, entsprechend
den ursprünglichen Vorstellungen von der Natur der thierischen Zellen,
wie sie auch in den oben angeführten Aussprüchen SCHWANN's sich
geltend machen, die Zellen als hohl. »Diese hohlen Zellfasern und
Zellensterne, welche aufs mannigfachste anastomosiren, bilden ein
großes Röhren- und Höhlensystem durch die Gewebe der Binde-
substanz, welches wahrscheinlich der Ernährung dient« (p. 159). Auch
bei der WHARTON'schen Sulze des Nabelstranges fand VIRCHOW, »dass
der gallertartige Schleim in den **Maschen eines areolären Gewebes**
enthalten ist, welches sich in platte, in Essigsäure unlösliche, stern-
förmig verästelte und am Ende in Fasern zersplitternde, in der Mitte
mit einem Kern versehene Elemente zerreißen lässt« (p. 160).
Dieses Gewebe bezeichnete VIRCHOW als »Schleimgewebe« im Gegen-
satz zu der KÖLLIKER'schen Bezeichnung »netzförmiges Bindegewebe«.

Mit diesem Namen hatte nämlich KÖLLIKER schon vorher eine
»eigenthümliche Form von Bindegewebe« benannt, das »z. B. in der
Zahnpulpe, der Allantois u. s. w. vorkommt, und aus sternförmigen,
nach allen Richtungen sich vereinigenden Zellen besteht, während das
gewöhnliche Bindegewebe aus spindelförmigen Zellen sich entwickelt«
(49a, p. 54 Anm.)¹. Im Anschluss an die Ausführungen VIRCHOW's
kam dann KÖLLIKER auf das gleiche Gewebe, das er nunmehr als
»gallertiges Bindegewebe« bezeichnet, nochmals zurück (52, p. 2).
Bei Embryonen bestehe dessen »durchscheinende, lockere Gallerte«
»wesentlich aus spindel- oder sternförmigen **anastomosirenden** Zellen
und einer halbflüssigen, in den Maschen des Zellennetzes abgelagerten
Sulze. . . «. »Bei weiterer Verfolgung dieses Gegenstandes ergab sich
bald, dass solche Gallertgewebe . . . sehr verbreitet vorkommen.«

¹ Das »Ligamentum iridis pectinatum«, das KÖLLIKER auch hierher rechnete,
gehört nicht dazu, wie KÖLLIKER später selbst anerkannte (Mikr. Anat. Bd. II.
2. Hälfte. 1854. p. 613).

Ebenfalls veranlasst durch die Mittheilungen VIRCHOW's theilte REMAK (1852) unabhängig davon entstandene Untersuchungen »über die Entstehung des Bindegewebes und des Knorpels« mit, wobei er u. A. auch das »embryonische Bindegewebe« des Froschlarvenschwanzes beschreibt: »Es besteht aus . . . sternförmigen und **netzförmig verbundenen** Zellen, sowie aus der durchsichtigen Zwischensubstanz« (52, p. 65 und 55, p. 152, 177).

Diesen ersten bestimmten Angaben über das Anastomosiren der Zellen in Geweben der Binde-substanzen reihten sich dann bald weitere Bestätigungen an, von denen nur noch einige wenige angeführt sein mögen.

Vor Allem die, so viel ich sehe, erste eingehende Beschreibung der »Hornhautkörperchen« durch HIS, die auf Anregung VIRCHOW's entstand und in so fern besonderes Interesse verdient, als die Cornea der Wirbelthiere dasjenige Objekt ist, an welchem die Zellen des Bindegewebes und ihre Verbindungen am häufigsten demonstriert zu werden pflegen und an dem sie bei Wirbelthieren in der That auch mit am schönsten und leichtesten darzustellen sind. An macerirten oder in Wasser gekochten Flächenpräparaten beschreibt HIS die »Körperchen« »als sehr helle, leicht granulirte plattgedrückte Gebilde, meist von polyedrischer Form, mit zahlreichen nach allen drei Dimensionen sich erstreckenden Ausläufern, die zwar größtentheils nahe vom Ursprung abgerissen, zum Theil aber auch noch in ziemlicher Ausdehnung erhalten sind, sich verästeln, **anastomosiren** und so nicht selten schon am isolirten Gebilde ein kleines **Netzwerk darstellen**« (53, p. 92). »Beinahe noch schöner zeigt sich die Ausbreitung der Körperchen auf dem der Fläche parallelen Schnitt. Sie zeigen sich auch bei dieser Ansicht in gewissen Reihen geordnet, die unter schiefen Winkeln sich schneiden und so, wenigstens in den mittleren Schichten, oft mit wunderbarer Regelmäßigkeit angeordnet sind. Sie sowohl als ihre Kerne erscheinen sehr blass mit oft schwer erkennbaren Kontouren: ihre **zahlreich vorhandenen Ausläufer haben zum Theil einen kurzen Verlauf von einer Zelle zur anderen, indem sie unterwegs sich verästeln und durch seitliche Anastomosen ein äußerst dichtes Netzwerk bilden**; theils aber erstrecken sie sich als helle Fäden in gerader Linie durch das ganze Gesichtsfeld und bedecken es so mit einem Gitterwerk, das beim ersten Blick sehr schwer zu deuten ist« (p. 93). Diese, im Wesentlichen noch jetzt zutreffende Schilderung ist von einigen wenigen, aber recht instruktiven und guten Abbildungen begleitet. Sie wurde bald auch von

KÖLLIKER als richtig bestätigt (1854, Mikrosk. Anat. II. Bd. 2. Hälfte p. 610, 616).

Sehr schöne Beispiele des Anastomosirens der Zellen lehrte dann namentlich GEGENBAUR bei verschiedenen Wirbellosen kennen, so in dem »gallertigen Bindegewebe« der Haut von *Carinaria* (55, p. 131), und von *Pterotrachea* (p. 154) (von wo ein Jahr vorher schon LEUCKART (54, p. 7) das Gleiche berichtet hatte) sowie bei Acalephen und Ctenophoren. GEGENBAUR fand »spindelförmige oder verästelte Zellformen, deren Ausläufer mit einander kommunizieren, und so eine Art Netzwerk bilden«, und ist der Meinung, dass »dieses Gewebe unter den Wirbellosen eine viel weitere Verbreitung hat, als man vielleicht annehmen möchte« (p. 206).

Durch die bisher angeführten Untersuchungen wurde somit schon frühzeitig der Nachweis erbracht, dass in den verschiedensten Arten von Binde-Substanzen Zellen vorkommen, welche sich verzweigen und durch ihre Ausläufer mit einander verbunden sind. Vor Allem wurde dies für das sog. »Gallertgewebe« (»netzförmiges« oder »areoläres« Bindegewebe, »Schleimgewebe«) und für das »Knochengewebe« ermittelt, während im »Knorpelgewebe« nur bei den Cephalopoden eine solche Verbindung der Zellen festgestellt werden konnte.

Die Thatsache des Bestehens von Zellverbindungen in den Binde-Substanzen ging daher, wenn auch Anfangs manche der zu Grunde liegenden Beobachtungen noch auf Widerspruch stießen (HENLE, REICHERT)¹, sehr bald in den dauernden Bestand der Wissenschaft über. Dazu trug wohl namentlich bei, dass gerade einige der grundlegenden Handbücher der thierischen und menschlichen Gewebelehre sich diese Anschauung zu eigen machten, so z. B. LEYDIG in seinem klassischem »Lehrbuch der Histologie« (57, p. 23 ff.) und VIRCHOW in seiner bahnbrechenden »Cellulärpathologie« (58, p. 43).

Freilich stehen die Autoren der fünfziger Jahre noch größtentheils auf dem Boden der ursprünglichen Zellenlehre, indem sie die Zellen als von einer Membran umschlossene Hohlgebilde auffassen. Darauf gründete sich auch die Vorstellung VIRCHOW's, die von Anderen adoptirt wurde, dass die anastomosirenden Zellen ein die

¹ REICHERT fasste die anscheinende Sternform der Zellen des Gallertgewebes als »Faltenzüge, deren Mittelpunkt die Bindegewebszellen bilden«, auf (45, p. 113), wie er ja auch die fibrilläre Struktur des Bindegewebes für ein Kunstprodukt hielt. Es ist dies besonders zu betonen, da REICHERT von manchen Seiten als der erste Vertreter der allgemeinen Kontinuität der Zellen angeführt wurde (vgl. unten p. 171).

Bindesubstanzen durchsetzendes, der Ernährung dienendes »Röhren- und Höhlensystem« darstellten (51, p. 159). Zwar betonte schon wenige Jahre darauf GEGENBAUR, der sich sonst ausdrücklich auch in dieser Hinsicht auf VIRCHOW's Standpunkt stellte, dass »mit dem allmählichen, auch mit Vermehrung der Intercellularsubstanz vor sich gehenden Wachstume des Ctenophorenleibes die röhrigen Fortsätze der Bindezellen schwinden und dann nur noch feine solid scheinende Fasern vorstellen« (55, p. 207). Aber erst MAX SCHULTZE brachte die Ansicht zu allgemeinerer Anerkennung, dass die Bindegewebszellen »wandungslos« sind (61, p. 14) und auch niemals eine Membran besaßen (p. 26). Wie bekannt, ist es eines der hervorragendsten Verdienste M. SCHULTZE's, dass er den ursprünglichen Zellbegriff wesentlich modifizierte, indem er zeigte, dass die »Membran als wesentlicher Zellbestandtheil zu eliminieren ist und dass Kern und »Protoplasma«, vor Allem aber letzteres, die wesentlichen Zellbestandtheile darstellen¹.

Durch diese Anschauung wurde er naturgemäß auch dazu geführt, das »sehr verbreitete Vorurtheil zu bekämpfen«, »als wenn nur eine Anastomose verschiedener Zellen da zu sein brauche, um sogleich ein plasmatisches Gefäßsystem, saftführende Kanäle, in denen eine Cirkulation nach Art der Bluteirkulation vorhanden sei, anzunehmen« (p. 26). »Dass die Anastomosen ganz gleichgültig seien«, will er zwar nicht behaupten. »Aber das bestreitet er, dass die Selbständigkeit des Zellenlebens durch die Anastomosen beeinträchtigt werde, und dass im normalen Zustande, bei voller Integrität der einzelnen Zellen, die Verhältnisse auch nur annähernd wie ein plasmatisches Gefäßsystem gedeutet werden dürfen«. Wenn »die primäre Zellwand fehlt, wie bei den vollständig anastomosiren-

¹ Schon vor M. SCHULTZE hatte LEYDIG (57, p. 9) bei Definition des Zellbegriffs betont, dass »nicht immer eine vom Inhalte ablösbare Membran zu unterscheiden ist«; aber erst die ausführliche Diskussion dieser These durch SCHULTZE führte zu deren allgemeinerer Annahme. Übrigens ist LEYDIG in seiner »Histologie« speciell für die Bindegewebszellen noch nicht frei von der VIRCHOW'schen Vorstellungsweise. So erwähnt er z. B. noch die Darstellung GEGENBAUR's (p. 24) und schreibt ferner: »Ganz besonders muss hervorgekehrt werden, dass die verzweigten Zellen der Bindesubstanz sich unmittelbar zu den Kapillaren der Blut- und Lymphgefäße fortzubilden vermögen, und es kann im konkreten Fall (wozu die Folge Beispiele geben wird) lediglich von der individuellen Betrachtungsweise abhängen, ob man die verzweigten und anastomosirenden Hohlgänge in der Bindesubstanz Kapillargefäße oder netzförmig zusammenhängende Bindegewebskörper nennen will« (p. 27).

den Zellen der Cornea oder anderer Binde-substanzen«, so wird das »zwar einen Einfluss haben, aber die Selbständigkeit der Zellen gewiss nur in sehr geringem Grade bedrohen«. So erhielten denn die ursprünglichen Vorstellungen SCHWANN's und VIRCHOW's von der Kontinuität bindegewebiger Zellen erst durch M. SCHULTZE diejenige Form, in welcher sie im Wesentlichen noch jetzt Anerkennung finden, und wie sie für die Beurtheilung der Zellverbindungen bei Thieren überhaupt, insbesondere auch derjenigen der Epithelzellen, die erst später bekannt wurden, vorbildlich und typisch geworden sind. An die Stelle der Vorstellung, dass die verschmolzenen Zellmembranen ein kontinuierliches Röhrensystem herstellten, trat die Auffassung, dass die Fortsätze und Verästelungen des nackten Protoplasmas benachbarter Zellen kontinuierlich in einander übergehen.

Durch den Nachweis der Kontraktilität der protoplasmatischen Fortsätze der Bindegewebszellen (v. RECKLINGHAUSEN 63, p. 157, KÜHNE, 64, p. 109) konnte dann die Auffassung SCHULTZE's, dass das Protoplasma das Wesentliche sei, nur noch gefestigt werden.

Es ist überflüssig, an dieser Stelle weiter auszuführen, wie die Verbindung der Zellen des Bindegewebes und anderer Binde-substanzen in immer zahlreicheren Fällen und von den verschiedensten Forschern weiterhin bestätigt wurde. Sie fand als eine gesicherte Thatsache allgemeine Anerkennung und hat später so wenig Widerspruch mehr erfahren, dass sie jetzt geradezu als ein feststehendes Axiom betrachtet wird. Ja die Befestigung dieser Vorstellung hat wohl mit dazu geführt, dass man längere Zeit sich bemühte, auch im hyalinen Knorpel der Wirbelthiere, in welchem schon den älteren Forschern Verbindungen der Zellen zu fehlen schienen, solche nachzuweisen: allerdings, wie jetzt wohl definitiv feststehen dürfte, ohne positiven Erfolg¹.

2. Verbindungen zwischen den Zellen des Nervengewebes.

Zahlreiche Diskussionen hat die Frage nach dem Bestehen von Verbindungen zwischen den Nervenzellen hervorgerufen. Bis in

¹ Ich habe die Entwicklung unserer Vorstellungen von dem Zusammenhang der Bindegewebszellen unter einander, trotz der allgemeinen Anerkennung dieser Vorstellungen, ausführlicher geschildert, weil sie, so viel ich sehe, nirgends dargestellt wurde. Auch STUDNICKA (98, p. 20) geht nicht darauf ein. Und doch bilden sie, wie schon oben angeführt, die Grundlage für die jetzige Auffassung der übrigen Zellverbindungen. Für die Frage nach den Verbindungen der Knorpelzellen vergleiche man die eben angeführte Arbeit STUDNICKA's und die dort angegebene Litteratur.

die Gegenwart dauert der Kampf um dieses Problem, der schon in den ersten Zeiten der Zellenlehre entbrannte, in ungeminderter Heftigkeit fort. Auf seine einzelnen Phasen genauer einzugehen, kann hier um so eher unterlassen werden, als meine eigenen Untersuchungen sich auf dieses Problem bis jetzt nicht erstreckt haben. Nur Einiges sei aus der umfangreichen Litteratur herausgehoben, um die Entwicklung, welche die Frage genommen, wenigstens in großen Zügen zu kennzeichnen.

Die ersten Anastomosen zwischen Nervenzellen beschrieb R. WAGNER von den elektrischen Lappen des Zitterrochens; und eine ganze Anzahl anderer Autoren berichteten bald nach ihm von anderen Objekten das gleiche Verhalten¹. Aber wenn auch zahlreiche Forscher dafür eintraten, dass sich die Ganglienzellen wenigstens zum Theil durch ihre Ausläufer in Verbindung setzen (LEYDIG, 57, p. 53, 64, p. 90 u. a. a. O.), so erregte diese Auffassung doch auch vielfachen und energischen Widerspruch; jedenfalls konnten die ihr zu Grunde liegenden Beobachtungen keine allgemeinere Bestätigung finden. So gab z. B. KÖLLIKER 1867 zwar die Möglichkeit zu, dass die »feinsten Ausläufer« der Nervenzellen sich mit einander verbinden, »doch lägen in dieser Beziehung annoch keinerlei Thatfachen vor« und müsse daher eine solche Annahme als hypothetisch bezeichnet werden (67, p. 279)². In ähnlichem Sinne äußerte sich einige Jahre darauf M. SCHULTZE; sein Urtheil lautet dahin: dass »Anastomosen zwischen benachbarten Ganglienzellen vorkommen, doch sei es sehr schwer, über die Konstanz und Häufigkeit dieses Vorkommens ein sicheres Urtheil zu gewinnen«. »Ganz zweifelhaft ist es, ob es uns jemals gelingen wird, solche Anastomosen zwischen Ganglienzellen zu beobachten, welche auf dem Wege der feinsten Ausläufer der verästelten Fortsätze zu Stande kommen« (71, p. 135). In dem gleichen STRICKER'schen Handbuche der Gewebelehre jedoch, in welchem sich

¹ Vgl. KÖLLIKER, 67, p. 278.

² LENHOSSÉK (92a, p. 17) behauptet, dass KÖLLIKER »gegen diese Anschauungen von Anfang an beharrlich Front gemacht« habe. In der oben citirten 5. Auflage der »Gewebelehre« wendet sich nun KÖLLIKER allerdings gegen die Angaben von LENHOSSÉK sen., DEAN u. A., betont aber ausdrücklich: »Ich bin übrigens nicht gemeint Anastomosen durch kürzere stärkere Ausläufer zu leugnen«; er erinnert ferner an ähnliche Beobachtungen von CORTY und von ihm selbst an der Retina, und schließt mit den Worten: »Außer diesen Verbindungen von Nervenzellen finden sich vielleicht regelmäßig solche der feinsten Ausläufer ihrer Äste, doch . . . kann eine solche Annahme vorläufig auf nicht mehr als auf den Namen einer allerdings vom Standpunkte der Physiologie zusagenden Hypothese Anspruch machen.«

M. SCHULTZE in der eben angeführten Weise aussprach, trat GERLACH für die schon von LEYDIG (64, p. 91, s. o.) vertretene Auffassung ein, dass die Nervenzellen in den Centralorganen durch die feinsten Ausläufer in ein feines Faserwerk sich auflösen, durch das sie natürlich auch unter einander in Verbindung stehen (72, p. 684). Ich hebe diese Beispiele heraus, um zu zeigen, wie getheilt die Ansichten über die Verbindung der Nervenzellen unter einander von jeher waren.

In der gleichen Weise ging die Diskussion lange weiter, wie z. B. aus den zusammenfassenden Darstellungen von NANSEN (87, p. 38 u. 64) und v. LENHOSSÉK (92, p. 17 ff.) hervorgeht. Wie dann von zahlreichen neueren Forschern, unter dem Einflusse der Resultate der GOLGI'schen Methode, die Kontinuität der Nervenzellen verworfen wurde¹, ist eben so bekannt, wie dass dann namentlich unter dem Einflusse der APÁTHY'schen Methode diese Vorstellung wieder zahlreiche Anhänger fand, so dass das Problem zur Zeit noch fast eben so verschiedenartig beantwortet wird, wie vor einem halben Jahrhundert².

3. Verbindungen zwischen den Zellen epithelialer Gewebe.

Einen erfreulicheren Verlauf nahm die Frage nach dem Bestehen von Verbindungen zwischen den Zellen von Epithelien. Nachdem zuerst SCHRÖN (63, p. 93) an den Zellen des Rete Malpighii und gewisser Epithelialkrebsen vom Menschen und von Thieren dicke, von Porenkanälen durchsetzte Membranen beschrieben hatte, beurtheilte M. SCHULTZE diese Verhältnisse dahin, dass die einzelnen Zellen durch »Stacheln und Riffe« in einander greifen sollten, »wie zwei mit Borsten in einander gepresste Bürsten« oder die Nahtzacken der Schädelknochen (64, p. 260). Aber erst RENAUT und BIZZOZERO erkannten die wahre Natur dieser Strukturen in richtigerer, wenn auch noch nicht vollkommen zutreffender Weise, indem sie zeigten, dass die Epithelzellen mit feinen »Härchen« bedeckt seien, welche ein intercelluläres System von Kanälchen durchsetzen. Diese feinen Fortsätze benachbarter Zellen stoßen in kleinen, als Verlöthungsstellen aufzufassenden Knötchen auf einander. HEITZMANN (73, p. 141), RANVIER (75, p. 262) und FLEMMING (79, p. 342) zeigten schließlich, dass es sich um kontinuierliche Verbindungen der Zellen handelt.

¹ Unter denjenigen Forschern, welche an der Kontinuität der Ganglienzellen festhielten, ist besonders DOGIEL zu erwähnen (93, p. 429 u. a. a. O.).

² Man vergleiche die auf der gleichen Versammlung vorgetragenen zusammenfassenden Berichte von VERWORN (01) und NISSL (01).

Seither hat die Thatsache, dass Epithelzellen der Haut oder anderer Organe durch »Intercellularbrücken« oder »Zellbrücken« (FLEMMING, 79, p. 343; 82, p. 52) mit einander verbunden sind, zahlreiche Bestätigungen erfahren und ist, namentlich nachdem in der Haut der Amphibienlarven ein Objekt gefunden worden war, an welchem sie sehr leicht demonstriert werden kann (FLEMMING, 79, p. 342), wie die Verbindung der Bindegewebszellen in den gesicherten Bestand der Gewebelehre übergegangen.

Die eben erwähnten ersten Beschreibungen von Zellverbindungen in epithelialen Geweben hatten sich auf geschichtete Epithelien bezogen. In den letzten Jahren namentlich sind aber auch zahlreiche Fälle aus einschichtigen Cylinder- oder Plattenepithelien beschrieben worden. Ich darf auf eine genauere Anführung der einzelnen Beobachtungen hier wohl um so eher verzichten, als diese Dinge zum Theil schon in die Lehr- und Handbücher Eingang gefunden haben und außerdem bereits STUDNICKA (98, p. 2) eine Übersicht der einschlägigen Litteratur gegeben hat.

Im Anschluss an die Zellverbindungen epithelialer Gewebe sei noch erwähnt, dass v. EBNER (96) und STUDNICKA (97a und 97b) auch zwischen den Chordazellen verschiedener Fische und Amphibien Intercellularbrücken nachgewiesen haben¹.

4. Verbindungen zwischen den Zellen des Muskelgewebes.

Schon seit langer Zeit sind von Muskelementen netzartige Verbindungen oder Anastomosen bekannt. Die ersten wurden von FREY und LEUCKART am Darne der Insekten beobachtet (47, p. 63) und von LEYDIG für Hirudineen (49, p. 111, 112), so wie später für Crustaceen (57, p. 43) beschrieben. KÖLLIKER gab eben solche für das Herz des Frosches und anderer Wirbelthiere an (49 b, p. 215; Mikrosk. Anat. Bd. II. 2. Abth. p. 209). Weitere derartige Anastomosen sind später noch vielfach geschildert worden. Es bleibt jedoch zweifelhaft, in wie weit derartige Vorkommnisse im Sinne wirklicher Zellverbindungen aufgefasst werden müssen. Wahrscheinlich ist es, dass es sich in manchen dieser Fälle um netzförmige Aneinanderlagerung von zum Theil vielleicht verzweigten Muskelementen han-

¹ Diese, wie andere Beobachtungen der angeführten Forscher zeigen, dass es jedenfalls richtiger ist, das Chordagewebe den epithelialen Geweben, als den Bindesubstanzen anzugliedern. Denn von den für letztere charakteristischen Intercellularsubstanzen ist im Chordagewebe nichts vorhanden.

delt. Speciell für die Herzmuskeln der Wirbelthiere ist sogar anzunehmen, dass sie bestimmt nicht hierher gehören. Doch sind über die meisten dieser Fälle erneute Untersuchungen nothwendig.

Erst in neuerer Zeit beschrieben wurden jedoch Verbindungen zwischen den Zellen des glatten Muskelgewebes, welche, nach den Angaben der Beobachter, sich ähnlich wie die Zellbrücken in Epithelien verhalten sollen. Die ersten hierher gehörigen Beobachtungen publicirte wohl LEYDIG, welcher bei den Muskeln von Hirudineen feststellte, dass »sich die neben einander herziehenden Muskeln von Stelle zu Stelle durch zarte Querbrücken verbinden« (85, p. 127). Indessen fanden diese Angaben fast nirgends Beachtung¹.

Sodann berichtete KULTSCHITZKY über das Vorkommen von Zellbrücken bei glatten Muskelzellen von Wirbelthieren (87, p. 572), was namentlich von BARFURTH (91a, p. 413; 91b, p. 38) und dessen Schülern bestätigt wurde. Bald schon wurde jedoch gezeigt, dass zwischen die Elemente des glatten Muskelgewebes feine Bindegewebspartien eindringen, welche den Nachweis der Zellverbindungen sehr erschweren und leicht solche vortäuschen können, und schließlich hat SCHAFFER, auf Grund dieser Thatsache so wie anderer Beobachtungen, die sämmtlichen Angaben über das Vorkommen von Zellbrücken bei glatten Muskelfasern direkt als irrthümlich erklärt (99, p. 214 ff.), eine Ansicht, die, so viel ich sehe, bis jetzt noch keinen Widerspruch, wohl aber mehrfache Zustimmung erfahren hat². So muss also, nach dem gegenwärtigen Stande der Untersuchung, das Vorkommen von Zellbrücken bei glatten Muskelzellen mindestens als sehr bestritten betrachtet werden.

5. Verbindungen zwischen Ei- und Follikelepithelzellen.

Schließlich sind noch die Verbindungsfäden zu erwähnen, welche in den Ovarien von Säugethieren die Zona pellucida durchsetzen und dadurch die Eier mit den Follikelepithelzellen verbinden. Sie sind wohl zuerst von FLEMMING als Zellverbindungen erkannt worden (82, p. 35) und haben mehrfach auch von anderer Seite Bestätigung gefunden³.

¹ In Folge dessen wird in der Regel KULTSCHITZKY als derjenige Forscher genannt, welcher zuerst Verbindungen zwischen glatten Muskelfasern beschrieben habe.

² Betreffs der Litteratur über die Verbindungen glatter Muskelzellen verweise ich auf STUDNICKA (98, p. 19) und SCHAFFER (99, p. 215).

³ Zuletzt von v. EBNER (00, p. 55), wo auch die wichtigere übrige Litteratur angeführt ist.

6. Verbindungen zwischen den Zellen verschiedener Gewebe.

Ein Überblick über die bisher geschilderten Verbindungen von Zellen innerhalb eines und desselben Gewebes ergibt, dass solche mit Sicherheit nur für die meisten Binde-substanzen und für zahlreiche Epithelien erwiesen werden konnten (das mehr vereinzelte Verhalten von Ei- und Follikelzellen mag dabei unberücksichtigt bleiben). Für Elemente des Muskel- und des Nervengewebes dagegen wurde das Gleiche zwar mehrfach behauptet, fand jedoch keine allgemeine Annahme, zum Theil sogar heftigsten Widerspruch.

Schon seit langen Jahren sind nun aber auch Fälle beschrieben worden, in denen eine Verbindung von Zellen, welche verschiedenen Geweben angehören, behauptet wurde. Die ersten hierher gehörigen Beobachtungen dürften wohl die HUXLEY's sein, welcher in der Oberlippe der Ratte die verzweigten Muskelfasern in »Binde-gewebskörperchen« übergehen sah (53, p. 312)¹; das gleiche Verhalten beschrieb ferner BILLROTH für die verästelten Muskelfasern der Froschzunge (58, p. 164)².

Über den Zusammenhang der Binde-substanzzellenausläufer mit den Fortsätzen (»Stielen«) der Epithelzellen am Endocardium berichtete LUSCHKA (57, p. 567), über andere Fälle der Verbindung der basalen Fortsätze von Epithelzellen mit Zellen des darunter liegenden Bindegewebes (oder Nervengewebes?) GERLACH (57), STILLING (59) und R. HEIDENHAIN, von denen Letzterer eine derartige Verbindung im Darne des Frosches glaubte feststellen zu können (58, p. 275)³.

Obwohl einige dieser Beobachtungen, namentlich die BILLROTH's, mehrfach auch von anderen Forschern bestätigt wurden, fanden sie doch keine allgemeinere Anerkennung und sind im Laufe der Zeit in fast völlige Vergessenheit gerathen. Auch andere vereinzelt Angaben über die Verbindungen der Zellen verschiedener Gewebe, wie sie noch mehrfach auftauchten, fanden wenig oder fast gar keine Beachtung. Es war namentlich LEYDIG, welcher noch mehrmals

¹ Citirt nach BILLROTH (58, p. 164), da mir die Arbeit HUXLEY's nicht zugänglich war.

² Eine von BILLROTH angeführte Mittheilung von ihm in: Deutsche Klinik 1857 war mir nicht möglich einzusehen.

³ HEIDENHAIN hat später diese Angabe selbst wieder zurückgenommen (88, p. 20).

derartige Fälle namhaft machte; aber auch er fand wenig Anklang damit¹.

Es würde zu weit führen, die weiteren einzelnen Fälle, in welchen Verbindungen zwischen den Zellen verschiedener Gewebe beschrieben wurden, schon hier aufzuführen. Denn ich werde bei Darstellung meiner eigenen Beobachtungen genug Gelegenheit haben, darauf zurückzukommen. Es wird sich außerdem zeigen, dass manche Angaben das Misstrauen, dem sie begegneten, mehr oder weniger verdienen; eine Kritik, wie sie demnach an ihnen vielfach geübt werden muss, wird aber wohl besser erst nach Schilderung meiner eigenen Untersuchungen am Platze sein.

Eine Art von »Zellverbindungen« im weiteren Sinne, die eine besondere Besprechung verdient, hat mehrfach, wenigstens zeitenweise, Anerkennung gefunden: nämlich die Verbindung von Nervenfasern mit epithelialen Elementen.

In so fern als die Nervenfasern von Manchen, wenn auch nicht unbestritten, als sehr verlängerte Fortsätze centraler Nervenzellen aufgefasst wurden, konnte man in solchen Fällen, wo eine kontinuierliche Verbindung von Nervenfasern oder ihren Endverzweigungen z. B. mit Epithelzellen nachgewiesen schien, von einem direkten Zusammenhang der Zellen verschiedener Gewebe reden. Eine derartige Endigung von Nerven in Epithelzellen wurde nun für verschiedene Fälle wahrscheinlich gemacht, wenngleich nicht zu leugnen ist, dass auch diese Angaben auf Widerspruch stießen. So machte zuerst M. SCHULTZE eine direkte Verbindung der Riechnerven mit den »Riechzellen« des Geruchsorgans der Wirbelthiere wahrscheinlich (62) und PFLÜGER suchte einen unmittelbaren Übergang der Nerven der Speicheldrüsen in deren secernirende Epithelzellen zu erweisen (65, 66). Im Epithel des Schwanzes der Froschlarven glaubte HENSEN ebenfalls eine Endigung der Nerven in Zellen gefunden zu haben; und er war es, welcher wohl am ersten und bestimmtesten den Satz aufstellte, dass die dadurch zum Ausdruck kommende Kontinuität zwischen epithelialen und nervösen Zellen eine primäre sei, indem »alle Nerven durch unvollkommene Trennung der Anfangs- und Endzellen entstanden« seien (64, p. 72); dass die Nerven also gewissermaßen nur sehr lang ausgezogene, von Anfang an bestehende Verbindungen von Epithelzellen mit Ganglienzellen darstellten.

¹ FROMMANN ist einer der wenigen Autoren, welcher die Angaben LEYDIG's und anderer Autoren ohne Widerspruch aufzählt (90, p. 19).

Ähnliche Ansichten über die Verbindung von Nerven mit epithelialen Endzellen wurden noch oft und für vielerlei Fälle aufgestellt, und auch die Auffassung der Nerven als primärer Zellverbindungen hat bis in die neueste Zeit ihre Anhänger gefunden. Freilich wurden beide Ansichten in der Periode der Histologie, welche im Zeichen der GOLGI'schen Methode stand und steht, aufs eifrigste bekämpft. Nicht bloß, dass man, im Anschluss an frühere Untersuchungen von HIS (86, p. 489) sich gegen die HENSEN'sche Auffassung der Nerven wandte, sondern auch die Endigungen der Nerven, vor Allem in sensibeln Organen, wurde anders beurtheilt. Überall wurde gegenüber dem Princip der »Kontinuität« das der »Kontiguität« verfochten; die Endverzweigungen der Nerven sollten sich den Nervenzellen nur anlegen, nicht mit ihnen in Verbindung treten, also »freie« Endigungen darstellen, wie man sie auch früher schon aus Epithelien kannte. Wo aber, wie z. B. in der Riechschleimhaut der Wirbelthiere oder in der Epidermis des Regenwurms, die Sinneszellen sich deutlich in basale Fortsätze und weithin zu beobachtende Ausläufer verfolgen ließen, da glaubte man zeigen zu können, dass diese Ausläufer durch ihre letzten Verzweigungen mit den Zellen der centralen Organe ebenfalls nur »per contiguitatem« und nicht »per continuitatem« sich in Beziehung setzten (vgl. z. B. LENHOSSÉK, 92b, p. 129). In wie weit diese Anschauungen berechtigt sind und einer eingehenden Kritik Stand halten können, soll hier nicht untersucht werden. Thatsache ist jedenfalls, dass durch sie die Zahl derjenigen Forscher, welche die Verbindung der Nerven mit anderen Elementen, wie z. B. Epithelzellen, als eine kontinuierliche, die Nerven selbst also als eine Art bestimmt differenzirter Zellverbindungen auffassten, bedeutend vermindert wurde. Vielleicht haben diese Anschauungen auf dem Gebiete der Nervenlehre auch das Ihre dazu beigetragen, dass die auch in neuerer Zeit noch vereinzelt auftauchenden Angaben über die Verbindung von Zellen verschiedener Gewebe mit einander so gut wie keine Beachtung fanden¹.

7. Verbindungen embryonaler Zellen.

Dass embryonale Zellen bei thierischen Organismen in direktem kontinuierlichem Zusammenhang stehen, ist von verschiedenen Seiten angegeben worden. Ich sehe dabei ab von einigen vereinzelt derartigen Angaben und erwähne hier nur diejenigen Autoren,

¹ Betreffs meiner eigenen früheren Angaben, die mit dem Jahre 1891 beginnen, verweise ich auf den zweiten Abschnitt p. 176.

welche auf die von ihnen beobachteten Thatsachen nachdrücklich Werth gelegt haben.

In erster Linie ist hier SEDGWICK zu nennen, welcher zu zeigen versuchte, dass bei *Peripatus* die durch die Furchung entstehenden Zellen von Anfang an in Zusammenhang mit einander bleiben, so dass sowohl die Gastrula, wie spätere Stadien nur ein »Syncytium« darstellen (86, p. 198). Diese Anschauungen, die SEDGWICK später auch für die Wirbelthiere als richtig erweisen zu können glaubte (95, p. 87), führten ihn dazu, auch den ganzen Körper des ausgebildeten Thieres nur als ein Syncytium aufzufassen, wovon weiter unten noch die Rede sein wird (s. p. 173).

FROMMANN beschrieb Verbindungen zwischen den Embryonalzellen von *Strongylocentrotus lividus* (89, p. 402).

In neuerer Zeit ist dann namentlich noch HAMMAR auf Grund einer Reihe von Beobachtungen an Eiern verschiedener Wirbellosen für einen primären kontinuierlichen Zusammenhang der Furchungszellen eingetreten (96; 97; 00); ihm schloss sich KLAATSCH für die Gastrula des *Amphioxus* an (98, p. 800).

8. Verbindung aller Zellen im thierischen Organismus.

Die vorstehende kurze Übersicht über die Entwicklung unserer Kenntnisse von den Zellverbindungen zeigt, dass solche zwar innerhalb einzelner, aber durchaus nicht aller Gewebe mit Sicherheit nachgewiesen wurden, dass dagegen für die Verbindung der Zellen verschiedener Gewebe keine allgemein anerkannten Beweise erbracht werden konnten, und dass schließlich für einen Zusammenhang embryonaler Zellen unter einander nur relativ wenige Forscher eintraten. Ich habe dabei absichtlich von der Litteratur stets nur diejenigen Angaben erwähnt, welche speciell mit Rücksicht auf die Frage der Zellverbindungen gemacht worden waren oder als Grundlagen der zur Zeit allgemein herrschenden Anschauungen dienen. Denn die gegenwärtige Lage der Frage der Zellverbindungen im Großen und Ganzen zu skizziren war ja der Zweck meiner Zusammenstellung. Dass noch mancherlei vereinzelte und meist wenig oder gar nicht beachtete Beobachtungen oder Angaben vorliegen, wird später noch auszuführen sein.

Trotzdem nun, wie aus dieser Übersicht erhellt, das Material für die Annahme einer allgemeinen Verbindung aller Zellen im thierischen Organismus keineswegs ausreichend erscheinen dürfte,

hat es dennoch nicht an Versuchen gefehlt, eine solche als wahrscheinlich hinzustellen.

Den ersten und umfänglichsten derartigen Versuch hat C. HEITZMANN unternommen¹. Nach ihm »stellt jedes Gewebe, um in der bisher gebrauchten Ausdrucksweise zu sprechen, eine Zellenkolonie dar, in welcher eine ‚Zelle‘ mit Allen und Alle mit einer in ununterbrochener, durch lebendige Materie vermittelter Verbindung stehen. Jede Zellenkolonie ist aber wieder mit den Nachbarkolonien ohne Unterbrechung verbunden, so dass der ganze Thierkörper als eine einzige Zellenkolonie zu betrachten wäre. Mit anderen Worten: Der Thierkörper als Ganzes ist ein Protoplasmaklumpen, in welchem zum geringeren Theile isolirte Protoplasmakörper (wandernde Körper, farblose und rothe Blutkörper) und verschiedene andere, nicht lebendige Substanzen (leimgebende und mucinhaltige Substanzen im weitesten Sinne, ferner Fett, Pigmentkörner etc.) eingelagert sind« (73, p. 157; 83, p. 136). HEITZMANN hat seine, zuerst im Jahre 1873 aufgestellte Theorie später (1883) in einem besonderen Werke ausführlicher dargestellt und für die einzelnen Gewebeformen im besonderen zu beweisen versucht. Dieses Werk hat jedoch überall und mit Recht nur Widerspruch gefunden. Man kann sich kaum schematischere Abbildungen denken, als sie in dem HEITZMANN'schen Buche dargeboten werden, Abbildungen, die auf den ersten Blick den Gedanken aufkommen lassen, dass der Verfasser seinen Objekten nicht vorurtheilsfrei gegenüber gestanden, sondern das Meiste aus seiner vorgefassten Meinung in die Objekte hineingelegt habe, so weit er nicht direkt das Opfer zum

¹ BARFURTH (91b, p. 47) sprach in gewissem Sinne REICHERT die Priorität in dieser Hinsicht zu, indem er sagte: »In Bezug auf thierische Objekte sprach sich schon REICHERT für eine ‚Kontinuität‘ der Gebilde des gewöhnlichen Bindegewebes unter sich und auch mit anderen Geweben des Körpers aus.« Wörtlich genommen ist dieser Satz zwar zutreffend; dem Sinne nach aber ist es nicht richtig, REICHERT hier anzuführen. Denn die »Gebilde«, deren Kontinuität REICHERT zu erweisen sucht, sind nicht die Zellen, sondern die Grundsubstanzen der verschiedenen Gewebe, die zuerst er unter dem Namen »Bindesubstanzen« zusammenfasste. Die Gewebe, die er in Betracht zieht, besitzen nach ihm zum Theil gar keine Zellen (45, p. 104). Die Sternform der Bindegewebszellen der »gallertigen Bindesubstanz« erkennt er eben so wenig an, wie deren Verbindung, sondern fasst diese Erscheinungen als Kunstprodukte auf (45, p. 113; vgl. oben p. 160). Ja, er erklärt ausdrücklich: »Bei der Verbindung histologisch verschiedener Bestandtheile des Körpers durch die Bindesubstanz findet niemals eine kontinuierliche Fortsetzung der ersteren in die letztere statt, sondern überall nur Kontakt« (p. 163).

Theil grober Täuschungen durch Kunstprodukte geworden sei. Auch der Text des Buches giebt vielfach zu ernstlichen Bedenken Anlass. HEITZMANN hat der Vorstellung von dem Zusammenhang der Zellen des thierischen Organismus in Folge dessen gewiss mehr geschadet, als er ihr genutzt hat.

Auch PFITZNER, der allerdings nur einen Anlauf genommen, ohne den Sprung nachher auch wirklich auszuführen, hat sie nicht zur Anerkennung zu bringen vermocht. PFITZNER ging von seinen, später als unrichtig nachgewiesenen Beobachtungen über die Nervenendigungen im Epithel der Froschlarven aus (82, p. 739), wo er eine Verbindung der Nervenenden mit den Epithelzellen nachgewiesen zu haben glaubte. Im Anschluss hieran nahm er die alte Anschauung HENSEN's auf (s. oben p. 168), »dass alle Nerven durch unvollkommene Trennung der Anfangs- und Endzellen entstanden« seien (64, p. 67), dass die Nerven also von Anfang an bestehende, primäre Verbindungen der Endzellen der Nerven mit Ganglienzellen des Rückenmarkes darstellten; und verglich diesen Zusammenhang direkt mit den »Intercellularbrücken«. Diesen schreibt er aber eine allgemeine Verbreitung zu und glaubte sie in einer Anzahl bis dahin nicht bekannter Fälle nachweisen zu können. Nach seiner Meinung kann daher »der ganze Organismus in einem gewissen Stadium funktionell als eine einzige ungetrennte Protoplasamasse angesehen werden, während er, anatomisch betrachtet, bereits aus einer großen Anzahl Zellen zusammengesetzt, oder, richtiger ausgedrückt, in eine große Anzahl Protoplasmabezirke (i. e. Zellen) abgetheilt ist« (p. 740). Die Nerven würden dann nur eine besonders differenzirte Art dieser ursprünglichen allgemeinen Protoplasmaverbindungen darstellen (p. 741). Obwohl PFITZNER auf eine spätere Publikation verweist, in welcher er »Näheres mittheilen« werde, ist es mir nicht gelungen, eine solche aufzufinden; er scheint also später selbst zur Einsicht gekommen zu sein, dass er seine Anschauung im Einzelnen nicht durchzuführen im Stande war. Ich habe auch nirgends gefunden, dass seine Ausführungen weitere Beachtung gefunden hätten.

Einer Äußerung LEYDIG's ist es ebenfalls nicht anders gegangen; allerdings war diese nur kurz und vorsichtig gehalten: »Bei Anwesenheit der Intercellularräume verknüpfen sich, vielleicht allgemein, die Einzelzellen durch fadige, die Lücken durchsetzende Ausläufer und man darf in solcher Kontinuität der Zellenleiber die schärfere Wiederholung eines wesentlichen Merkmals des Organismus überhaupt erblicken. Organe und Organtheile müssen in gegenseitigem Zusam-

menhang bleiben, wenn ihre Thätigkeit regelrecht von statten gehen soll« (83, p. 145).

Einen ähnlichen, in mancher Hinsicht noch extremeren Standpunkt als HEITZMANN nimmt SEDGWICK ein, auf Grund der schon oben erwähnten Untersuchungen über die Entwicklung von *Peripatus* (s. oben p. 170). »The continuity of the various cells of the segmenting ovum is primary and not secondary, i. e. in the cleavage the segments do not completely separate from one another The fully segmented ovum is a syncytium, and there are not and have not been at any stage cell limits« (86, p. 198). Die Gastrula ist ein Syncytium und der ausgebildete thierische Organismus ebenfalls: »we are almost, if not quite justified in regarding the body of an adult animal as a syncytium« (p. 205). Später hat SEDGWICK seine Auffassung durch weitere Beobachtungen aus der Entwicklungsgeschichte von Wirbelthieren zu stützen versucht und tritt in noch schärferer Weise dafür ein, dass die Zellenlehre unzulänglich sei, um den Bau und die Entwicklung der thierischen Organismen zu verstehen (95, p. 87). Die Aufstellungen SEDGWICK's haben zwar Widerspruch erfahren (BOURNE, 95), die Mehrzahl der Histologen und Embryologen scheint ihnen indessen überhaupt keine Beachtung geschenkt zu haben¹.

Wie weit nun der Widerspruch gegen die eben erwähnten Forscher, welche auf Grund bestimmter Beobachtungen eine allgemeine Kontinuität des Protoplasmas annehmen zu müssen glaubten, thatsächlich berechtigt war, das kann hier, am Anfang der Darstellung meiner eigenen Untersuchungen, nicht im Einzelnen erörtert werden; dass aber die in der thierischen Histologie sichergestellten That-sachen zur Zeit einer solchen Theorie allerdings manche Schwierigkeiten entgegensetzen, geht, wie schon oben erwähnt wurde, aus einem Überblick über die gegenwärtig allgemein als sicher betrachteten Zellverbindungen hervor.

Dass andererseits der gegenwärtige Stand unserer Vorstellungen vom Bau und von der ontogenetischen wie phylogenetischen Entstehung der vielzelligen Organismen eine derartige Theorie eben so nahelegt, wie manche physiologische Betrachtungen zu einer solchen Annahme verleiten könnten, ist allerdings wohl einleuchtend und gewiss schon von Vielen empfunden worden.

¹ Wegen meiner eigenen früheren Erörterungen, die der chronologischen Folge nach hier einzuschalten wären, verweise ich auf den zweiten Abschnitt (s. p. 176).

So hat es denn auch nicht an Autoren gefehlt, welche zum Theil rein auf Grund von derartigen theoretischen Überlegungen, ohne von eigenen histologischen Untersuchungen auszugehen, ein allgemeineres Vorkommen von Zellverbindungen, als es bis jetzt thatsächlich für den thierischen Organismus nachgewiesen werden konnte, für wahrscheinlich halten oder wenigstens der Annahme solcher sympathisch gegenüber stehen.

Von physiologischen Gesichtspunkten aus kam PFLÜGER zu der Erwägung, ob, abgesehen von den isolirt bleibenden Zellen des Körpers, wie rothe und weiße Blutkörperchen u. a., »die vielen Milliarden Zellen, welche den thierischen Körper zusammensetzen, nicht doch nur aus ein oder höchstens zwei Systemen von Zellen bestehen, die alle unter einander stetig durch oft sehr feine und schwer nachweisbare Brücken zusammenhängen. Diese Brücken stellen eine in sich stetige Materie her, welche die Individualität des ganzen Geschöpfes auch vom anatomischen Standpunkte aus wieder verständlich macht. Eine große Zahl von Lebenserscheinungen, welche sich nicht bloß auf dem Gebiete des Nervensystems¹ abspielen, sondern auch das Wachsthum betreffen, lassen sich nur von diesem Gesichtspunkte aus begreifen« (89, p. 9).

BARFURTH, welcher insbesondere die Frage nach dem Bestehen von Verbindungen der glatten Muskelzellen in Fluss brachte, hält es, bei aller Reserve gegenüber HEITZMANN, doch »für sehr möglich, dass man mit Anwendung der heutigen Technik noch viel mehr Zellverbindungen finden wird, als wir jetzt ahnen können« (91a, p. 418).

ARTHUR MEYER unterzog die bekannten pflanzlichen und thierischen Zellverbindungen einer vergleichenden Betrachtung und kam dabei zu dem Resultat: »So weit ich die Sache jetzt übersehen kann, sind alle Erfahrungen der Vermuthung günstig, dass Plasmaverbindungen zwischen allen Zellen eines jeden Individuums vorkommen, dass das thierische und pflanzliche Individuum dadurch charakterisirt ist, dass es eine einheitliche Cytoplasmamasse besitzt, dabei eine einkernige Zelle, eine vielkernige Zelle oder ein System von Zellen sein kann, deren Cytoplasma ein zusammenhängendes Ganzes bildet. Freilich sind noch viele Thier- und Pflanzengruppen viel eingehender auf diese Frage zu untersuchen, als es bisher für vereinzelte ge-

¹ PFLÜGER fasst auch die Nerven als Zellbrücken auf: »Im thierischen Körper sind diese Brücken oft sehr lange und dünne Fäden und stellen die sogenannten Nerven dar« (89, p. 9).

schehen ist, ehe wir diese Vermuthung als bewiesen ansehen dürfen« (96, p. 212).

Auch O. HERTWIG scheint der Vorstellung von dem Zusammenhang der Zellen unter einander nicht unsympathisch gegenüber zu stehen. Freilich betont auch er vorsichtigerweise, dass »in der von SACHS¹ gegebenen Fassung die Lehre von dem kontinuierlichen Zusammenhang aller Protoplasmatheile eines vielzelligen Organismus ohne Frage nicht haltbar« sei. »Denn in sich abgeschlossene, isolirte Zellen giebt es unfehlbar bei Pflanzen sowohl, wie bei Thieren.« Er erwartet jedoch, »dass die Nachweise derartiger Verbindungen sich noch erheblich mehrten werden, je mehr man auf den wichtigen Gegenstand achtet und eigene Methoden zu dem Zwecke ausbildet« (98, p. 34)², und hält die Frage für »eine so wichtige, dass nur gewünscht werden kann, es möchten sich die besonders auf sie gerichteten Detailuntersuchungen vermehren und die zum Ziele führenden Methoden noch vervollkommen werden« (p. 40).

In ähnlicher Weise äußert sich E. B. WILSON. Im Anschluss an die kurze Wiedergabe der oben angeführten Meinung A. MEYER's meint er: »Captivating as this hypothesis is, its full acceptance at present would certainly be premature; and as far as adult animal tissues are concerned, it still remains undetermined how far the cells are in direct protoplasmic continuity« (00, p. 60).

Gerade die Äußerungen der beiden letzten Autoren zeigen, dass die Vorstellung einer allgemeineren Verbreitung der Zellverbindungen im thierischen Organismus eine den modernen Anschauungen sympathische ist, und dass nur die zur Zeit noch unzureichende Menge und Qualität des Thatfachenmaterials besonnene Forscher verhindert, eine Kontinuität aller Zellen anzunehmen.

Dass eine derartige Annahme den Anschauungen der modernen thierischen Zellenlehre an sich naheliegt, beruht neben den in der Sache selbst gegebenen Gründen — von denen bald noch die Rede sein wird — auch darauf, dass in der Wissenschaft vom Bau der pflanzlichen Organismen mancherlei Thatfachen auf ähnliche Vor-

¹ SACHS vertritt für den pflanzlichen Organismus die Auffassung, dass alle Zellen in kontinuierlichem Zusammenhange stehen.

² Es mag nicht unerwähnt bleiben, dass auch O. HERTWIG die Nerven als eine Art von Zellbrücken aufzufassen scheint: »Bei den Thieren ist außer der Protoplasmaverbindung und wahrscheinlich auf Grundlage derselben noch eine zweite höhere Form des Zusammenhanges zwischen den Elementartheilen in der Nervenverbindung entstanden« (p. 41).

stellungen hindrängen. Ja, diese scheinen in der Botanik schon eine relativ größere Zahl von Anhängern gefunden zu haben, als in der thierischen Gewebelehre, obwohl auch dort das Thatsachenmaterial noch Mancherlei zu wünschen übrig lässt. Was dabei auf botanischem Gebiete vor Allem ausschlaggebend zu sein scheint, das ist die durch die Physiologie geforderte Kontinuität des Protoplasmas benachbarter Zellen, da ohne eine solche die Erscheinungen der Reizleitung in pflanzlichen Geweben schwerlich erklärbar sein dürften. Auf dem Gebiete der pflanzlichen Zellen- und Gewebelehre ist die Vorstellung von der Kontinuität des Protoplasmas besonders von SACHS, TANGL, GARDINER, RUSSOW, KIENTZ-GERLOFF, A. MEYER und STRASBURGER verfochten worden¹.

II. Gang und leitende Gesichtspunkte der eigenen Untersuchungen.

Den Ausgangspunkt für meine eigenen Untersuchungen über Zellverbindungen bildeten einige Beobachtungen an den Haftballen des Laubfrosches. An Querschnitten durch die Zehen, die mit Indigkarmin-Boraxkarmin gefärbt worden waren, bemerkte ich, dass die basalen Zellen des eigenthümlichen, regelmäßig geschichteten Epithels an der Plantarseite der Haftballen sich in feine spitze Ausläufer ausziehen, welche sich mit den Ausläufern der darunter liegenden Bindegewebszellen verbinden; und an anderen Stellen der Zehen ließ sich ein ähnliches Verhalten feststellen (91a, p. 70, Fig. 9 u. 11). Durch diese Beobachtungen wurde ich veranlasst, zunächst die Frage nach dem Vorkommen von Verbindungen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen in der Haut der Wirbelthiere genauer zu studiren. Naturgemäß wandte ich hierbei meine Aufmerksamkeit hauptsächlich solchen Objekten zu, für welche schon entsprechende Angaben vorlagen. Dies war der Fall für *Petromyxon* und die Larven von *Salamandra maculosa*. An beiden hatte LEYDIG (79, p. 180; 85, p. 120) eine Verbindung von Epithel- und Bindegewebszellen beobachtet und beschrieben — beide Angaben blieben allerdings, wie so manche Beobachtung des verehrten Forschers, in der Litteratur gleich wenig berücksichtigt. So galt es zunächst, diese oder nahe

¹ Betreffs der botanischen Litteratur verweise ich namentlich auf: KLEBS (84), SACHS (87), KIENTZ-GERLOFF (91), A. MEYER (96), sowie die erst kürzlich erschienene Arbeit STRASBURGER's (01).

verwandte Objekte aufs Neue vorzunehmen. Da mir zufällig gut konservirtes Material von *Amphocoetes* und vom Axolotl zur Verfügung stand, wählte ich diese und durfte namentlich von der letztgenannten Larve eines Salamandriden um so eher günstige Verhältnisse zur Untersuchung erwarten, als ja, wie bekannt, die Größe der Zellen hier noch bedeutender ist, als bei unseren einheimischen Molchen. Über die ersten, an diesen Objekten gewonnenen Resultate berichtete ich in zwei, nach ihrem Inhalt im Wesentlichen gleichen Vorträgen, die von Demonstrationen begleitet waren (91b, p. 37; 91c, p. 60).

Von Anfang an schien es mir wünschenswerth, meine Untersuchungen auch auf andere Gewebe auszudehnen, wozu einerseits entsprechende Erfahrungen auf botanischem Gebiete anregten, andererseits die Vermuthung, dass die physiologische Bedeutung der Zellverbindungen vielleicht nicht gering anzuschlagen sei (91c, p. 66). Von den darauf hin angestellten Untersuchungen, die sich auf verschiedene Gewebe und Objekte erstreckten, gab eine weitere Mittheilung Kenntniss (93, p. 44). Ich kam dabei zu dem Resultat, »es liege nahe, daran zu denken, dass der Zusammenhang der Zellen im thierischen Organismus — nicht bloß innerhalb eines Gewebes, sondern auch zwischen den Zellen verschiedener Gewebearten — eine allgemeinere Regel sein möchte, dass dagegen das Fehlen derartiger Verbindungen, was ja in verschiedenen Fällen vorkommen mag, die Ausnahme darstelle« (p. 50). Eine solche »Vorstellung schien mir an sich schon Mancherlei für sich zu haben«. Da die Auseinandersetzungen, durch welche ich dies zu begründen versuchte, diejenigen theoretischen Erwägungen enthalten, welche meines Erachtens dazu drängen, der Frage der Zellverbindungen im thierischen Organismus eine größere Aufmerksamkeit zu schenken, als es früher in der Regel der Fall war, und die mir auch die Anregung gaben, mich mit dem Gegenstand so eingehend zu beschäftigen, wie es geschehen ist, so darf ich mir wohl gestatten, sie hier in extenso zu wiederholen:

»Die herrschende Auffassung von den vielzelligen Organismen ist doch die, dass sie ihre Entstehung aus koloniebildenden einzelligen Organismen gefunden hatten. Die ganze complicirte Organisation der Vielzelligen, wie sie sich vor Allem in der histologischen Differentiation kund giebt, beruht danach auf dem Principe der Arbeitstheilung zwischen den einzelnen ‚Elementarorganismen‘, indem letztere, in Anpassung an bestimmte einzelne Funktionen, entsprechende Umbildungen der ursprünglich gemeinsamen Struktur erlitten. Durch

das Zusammenwirken der dadurch so verschiedenartig gewordenen Elemente kommt das Gesamtleben des vielzelligen Organismus zu Stande. In vielen Punkten wird dieses Zusammenwirken zweifellos durch ein besonderes Organsystem, nämlich das Nervensystem, reguliert. Indessen dürfte letzteres doch auch nur durch die specielle Ausbildung einer ursprünglich allgemein allen Elementen zukommenden Funktion entstanden sein, indem alle Elemente in gleicher Weise zur Fortleitung von Reizen befähigt waren; ja es ist sogar nicht von der Hand zu weisen, dass alle lebenden Zellen des Organismus dazu fortdauernd bis zu einem gewissen Grade noch im Stande sein möchten, so gut wie wir allen lebenden Zellen ohne Zweifel die Fähigkeit der Kontraktilität oder des Stoffwechsels zuschreiben müssen: denn Alles dies sind Eigenschaften, die, so viel wir wissen, aller lebenden Substanz zukommen und nur in verschiedenen hohem Grade entwickelt erscheinen. Wenngleich nun speciell die Verbindung zwischen Nerven und anderen Geweben noch nicht im Sinne einer direkten Kontinuität der Substanz mit Sicherheit erwiesen ist, so ist doch auch nicht zu leugnen, dass ein solches Verhältnis mit den physiologischen Erfahrungen am besten harmoniren würde. Denn wir kennen bis jetzt nur eine Substanz, von der wir mit Bestimmtheit behaupten können, dass sie Reize leitet: nämlich lebendes Protoplasma. Die Kontinuität des Protoplasmas, nicht nur zwischen Nerv und Muskel oder Drüse etc., sondern auch zwischen dem Protoplasma anderer Zellen oder anderer Gewebelemente zelligen Ursprungs ist daher besonders aus letzterem Grunde nicht unwahrscheinlich.

»Man pflegt seit langer Zeit den vielzelligen Organismus mit einem treffenden Vergleiche als ‚Zellenstaat‘ zu bezeichnen. So wenig aber eine große Menge von Einsiedlern oder eine Anzahl bewohnter Inseln, die durch das Meer von einander getrennt sind, ohne Weiteres einen Staat bilden, so wenig können isolirte Zellen oder von einander geschiedene Gewebe einen ‚Zellenstaat‘ bilden, wenn nicht der wichtige Faktor des Verkehrs, der Verbindung dazu kommt: und diese Verbindung dürfte eben im lebenden Organismus wohl nur durch eine direkte Kontinuität der lebenden Substanz, des Protoplasmas, hergestellt werden können« (93, p. 50—51)¹.

¹ Von wem der Ausdruck »Zellenstaat«, der ja nur eine Übertragung des alten Bildes von dem Zusammenwirken der einzelnen Glieder des Körpers auf den neuen Begriff der »Zelle« darstellt, zuerst angewandt wurde, weiß ich

Die eben citirten Überlegungen zeigen nun aber nur einen Theil der Bedeutung des Problems der Zellverbindungen, das noch für zahlreiche andere Fragen von Wichtigkeit ist; ich nenne hier nur: das Verhältnis der Individualität der Zellen gegenüber dem Gesamtorganismus, Specificität der Keimblätter, Probleme des Wachstums und der Regeneration, insbesondere Korrelation des Wachstums benachbarter Gewebe, Stofftransport von Zelle zu Zelle und andere specielle physiologische Fragen, eventuelle Bedeutung für die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften u. A. m. Ferner aber schließt sich unmittelbar an: die Frage, ob die im ausgebildeten Organismus bestehenden Zellverbindungen primäre sind, d. h. auf solche, die schon bei der Furchung der Eizelle entstehen, zurückgeführt werden müssen, und ob, bezw. in welchem Grade, auch im fertigen Organismus eine Neubildung von Zellverbindungen möglich ist.

Dies sind im Wesentlichen die Erwägungen, die mich veranlassten, mich mit der Frage der Zellverbindungen ganz allgemein zu befassen und die mich auch ermutigten, bei der Untersuchung auszuharren, als ein eindringenderes Studium mich die vielen und erheblichen Schwierigkeiten des Gegenstandes kennen gelehrt hatte.

Ich möchte jedoch besonders betonen, dass ich, ungeachtet der Bedeutung, die mir die ganze Frage zu haben scheint, vorurtheilsfrei und kritisch an die Untersuchung herangegangen bin: mein Bestreben war nicht, Zellverbindungen zu finden, sondern zu untersuchen, ob solche vorhanden sind. Es ist ja zweifellos, dass es Gewebe giebt, in welchen eine Kontinuität der Zellen nicht besteht und nicht bestehen kann, wie z. B. das Blut und die Lymphe, wahrscheinlich auch der hyaline Knorpel der Wirbelthiere u. A. Und ich halte es selbst für sehr wahrscheinlich, dass auch noch in anderen Fällen Verbindungen, sei es innerhalb eines und desselben Gewebes, sei es zwischen den Zellen verschiedener Gewebe, fehlen. Es giebt ferner Erscheinungen in der thierischen Embryologie, welche, wenigstens auf den ersten Blick, gegen eine primäre Kontinuität

nicht. Doch sagt VIRCHOW schon 1858: »dass die Zusammensetzung eines größeren Körpers immer auf eine Art von gesellschaftlicher Einrichtung herauskommt, eine Einrichtung socialer Art, wo eine Masse von einzelnen Existenzen auf einander angewiesen ist« (58, p. 12). Von anderer Seite wird HAECKEL als Begründer dieser Vorstellung angeführt, was aber nach diesem Citat jedenfalls nicht zutrifft.

sprechen — wenngleich mir auch Mancherlei damit nicht unvereinbar scheint. So bin ich mir denn stets bewusst gewesen, dass die Untersuchung auf Zellverbindungen in manchen Fällen wird erfolglos bleiben müssen.

Wo ich aber dann glaubte, solche gefunden zu haben, da bemühte ich mich auch, deren Nachweis möglichst sicher zu stellen. Gerade die allgemeine Bedeutung der Frage, die übrigens vor mir, wie nach mir auch von anderen Seiten hervorgehoben wurde (PFLÜGER 1899, A. MEYER 1896, O. HERTWIG 1898, E. B. WILSON 1900), ließ es nothwendig erscheinen, den Nachweis möglichst sorgfältig zu führen und vor Allem die etwa nahe liegenden Verwechslungen nach Kräften von vorn herein auszuschließen. Insbesondere musste dies nach meiner Ansicht bei den zuerst darzustellenden Untersuchungen geschehen, um die Möglichkeit zu gewähren, die Zuverlässigkeit der angewandten technischen Methoden zu prüfen und zu beurtheilen. Ich habe es desshalb, insbesondere bei den zunächst zu schildernden Beobachtungen an der Haut von Wirbelthieren, für geboten gehalten, sämtliche in der Haut enthaltenen Gewebelemente zu berücksichtigen und mit verschiedenen Methoden zu untersuchen.

Es wird, meiner Ansicht nach, gegenwärtig sehr häufig der Fehler begangen, dass man sich in histologischen Untersuchungen beim Studium eines bestimmten Punktes nur auf diesen selbst beschränkt. Die modernen Methoden, die um so vollkommener erscheinen, je isolirter sie bestimmte Elemente hervorheben, verleiten dazu in gewissem Maße. Gerade die »Vollkommenheit« der Methoden bedingt diese Vernachlässigung anderer Punkte, die zu schweren Irrthümern führen kann. Eine histologische Untersuchung scheint mir nur dann sichere Resultate zu ergeben, wenn sie das Objekt möglichst nach allen Richtungen hin durchforscht; und nach diesem Grundsatz bin ich verfahren, selbst auf die Gefahr hin, gelegentlich scheinbar abzuschweifen. Dadurch ist die Untersuchung allerdings in erheblichem Maße erschwert und vor Allem sehr in die Länge gezogen worden. Wer einigermaßen mit der Litteratur vertraut ist, der wird ferner erkennen, welche Schwierigkeiten mir allein durch deren ungeheure Ausdehnung erwuchsen. Die Zahl der Schriften über das Integument der Amphibien, die zunächst in Frage kamen, ist an sich schon eine recht bedeutende; es kamen aber noch hinzu die enorme Litteratur über »Bindegewebe« im Allgemeinen, elastische Fasern, Pig-

ment, Leukocyten, Plasma- und Mastzellen, sowie über Nervenendigungen in der Haut¹.

Es ist ferner wohl leicht verständlich, dass diese Ausdehnung der Untersuchung auf die verschiedensten histologischen Elemente auch eine große Mannigfaltigkeit der Methoden bedingte. Natürlich erforderte dies ebenfalls einen ziemlichen Aufwand an Zeit, der aber vor Allem noch durch die Ausbildung besonderer Methoden vergrößert wurde.

Ich hielt es jedoch für nützlicher, langsamer vorzugehen, als die Sicherheit meiner Beobachtungen in Frage zu stellen. Denn dass ich mit diesen vielfach auf Widerspruch gefasst sein musste, war mir von Anfang an klar. Die ersten Beurtheilungen, welche meine älteren, zum großen Theil nur vorläufigen Mittheilungen erfahren hatten, ließen mit Bestimmtheit erwarten, dass mir weitere Anfechtungen bevorstehen werden, wenn ich nicht möglichst alle in Frage kommenden Punkte selbst in Rechnung zog. Einer der ersten Berichte, welcher über meinen Aufsatz von 1891 (91a; 91c) erfolgte, lautet kurz und unzweideutig: »Sehr seltsam.« Das mahnte zur Vorsicht. Auch andere Berichterstatter, oder Forscher, welche meine Beobachtungen gelegentlich erwähnten, äußerten sich in der Regel mit großer Zurückhaltung. Da meine früheren Mittheilungen, abgesehen von der Notiz über die Zehen des Laubfrosches (91c), weder Abbildungen noch genauere Angaben über die von mir angewandte Technik enthielten, war eine derartige Zurückhaltung nur durchaus angemessen: sie zeigte mir aber immerhin, was ich zu erwarten haben würde.

Wenngleich ich nunmehr, nach Berücksichtigung der verschiedensten Gewebelemente, die etwa zu Verwechslungen hätten Anlass geben können, und nach Ausbau einer besonderen Technik, vielleicht erwarten darf, etwas weniger Widerspruch zu finden, so wage ich doch nicht zu hoffen, dass derselbe ganz ausbleiben wird. Ich glaube aber Alles, was in meinen Kräften steht, gethan zu haben, um ihn von vorn herein zu verringern.

¹ Ich will schon hier bemerken, dass mich der Fortgang der Untersuchung zwang, einzelne der erwähnten Gebiete eingehender zu studiren, als aus den folgenden Untersuchungen über »Zellverbindungen« hervorgeht. Ich werde auf einzelne der dabei gewonnenen Resultate, welche mit dieser Frage nur in losem Zusammenhange stehen, in besonderen Abhandlungen zurückkommen; so wird dies der Fall sein betreffs der vergleichenden Anatomie und Histologie des Coriums der Amphibien, sowie betreffs der Entwicklung des Bindegewebes.

Meine ersten Mittheilungen über »Zellverbindungen« sind nun seit länger als zehn Jahren veröffentlicht worden. Daran sind, wie schon erwähnt, zum Theil die Schwierigkeiten des Gegenstandes und die große zu bewältigende Litteratur Schuld. Es kam aber außerdem hinzu, dass meine Zeit gelegentlich durch andere Untersuchungen, und vor Allem durch vielerlei andere, zeitraubende Abhaltungen in Anspruch genommen wurde. Auch jetzt ist es mir noch nicht möglich, eine Bearbeitung meiner sämtlichen Untersuchungen vollständig und auf einmal vorzulegen, sondern ich muss mich damit bescheiden, dieselben allmählich in einzelnen Abtheilungen herauszugeben. Ich werde dabei keine bestimmte Reihenfolge einhalten, was ja auch durch den Stoff nicht nothwendig geboten erscheint, und die einzelnen Abschnitte je nach Fertigstellung veröffentlichen. Eine Gesamtbearbeitung des Problems der Zellverbindungen werde ich natürlich erst nach Darstellung der Einzeluntersuchungen durchführen können.

III. Die Verbindungen von Epithel- und Bindegewebszellen, sowie der Bindegewebszellen unter einander, in der Haut des Axolotls.

Wie ich schon oben erwähnte, ist die Haut des Axolotls eines der ersten Objekte, das ich auf Verbindungen von Epithel- und Bindegewebszellen untersuchte. Die Veranlassung dazu gaben die Beobachtungen LEYDIG's an Larven von *Salamandra maculosa*.

In seinem Buche »Zelle und Gewebe« nämlich berichtete LEYDIG (85, p. 121), dass bei diesem Objekte »die untere Grenze der Epidermis gegen die Lederhaut hin dem ersten Blick nach von körnigem Wesen erscheine, sich aber nach und nach als ein feines Netz erkennen lasse«. »An der Grenzmarke der Epidermis nach abwärts komme durch die sich verästigenden Enden und Ausläufer sowohl der gewöhnlichen Epithelzellen, als auch der Chromatophoren, durch mehrfache Zertheilung und Wiedervereinigung, ein Flechtwerk zu Stande, das eben bei Gebrauch geringerer Linsen das Aussehen einer einfach körnigen Lage habe.« »Nach unten zu in die Lederhaut lösen sich von eben diesem aus den Plasmafortsätzen der Zellen der Oberhaut entstandenen Maschenwerk von Stelle zu Stelle Streifen ab, um in senkrechter Richtung hinab in das Protoplasma überzutreten, welches in geringer Menge große Kerne im Unterhautbindegewebe umgiebt. Die Zellen des Unterhautbindegewebes haben, je weiter

sie nach unten lagern, um so mehr den Charakter verästigter Bindegewebskörper. Noch ist zu bemerken, dass die senkrecht nach abwärts gehenden Zellenausläufer wagerecht gerichtete zarte Fortsätze entsenden. Endlich soll nicht unerwähnt bleiben, dass an manchen Hautstellen die Fortsätze der Epithelzellen unmittelbar, ohne in das Geflechtwerk von vorhin einzutreten, in die senkrecht absteigenden Ausläufer übergehen.« »Hautschnitte dieser Art, gewonnen von Thieren, welche in Chrom-Essigsäure gehärtet worden waren, geben also den Nachweis, dass die Zellen des Epithels und jene der darunter gelegenen bindegewebigen Schicht ununterbrochen zusammenhängen.«

Zur Zeit, als ich meine Untersuchungen in Angriff nahm, stand mir gerade Material vom Axolotl zur Verfügung, das wegen der Größe der Zellen besonders zur Untersuchung einlud. Da ferner eine gleichzeitig vorgenommene Prüfung einiger damals in meinem Besitze befindlichen Larven von *Salamandra maculosa* zu keinen günstigen Resultaten führte, beschränkte ich mich — von Amphibienlarven — zunächst auf den Axolotl¹.

Die Haut des Axolotls habe ich dann möglichst gründlich untersucht, unter Berücksichtigung aller in ihr vorkommenden Gewebelemente; der Darstellung der hierbei gewonnenen Ergebnisse soll der nachfolgende Abschnitt dienen.

Dabei werde ich mich jedoch auf den Axolotl selbst beschränken und vor Allem zwei Punkte zunächst bei Seite lassen; einmal den Vergleich der Haut des Axolotls, insbesondere des Coriums, mit demjenigen anderer Amphibien, da ich in einer besonderen Arbeit eine specielle vergleichende Beschreibung des Coriums der Amphibien geben werde, und zweitens den Vergleich der über die Verbindung von Epithel- und Bindegewebszellen gewonnenen Resultate mit den für Amphibien und andere Wirbelthiere in der Litteratur vorliegenden ähnlichen Angaben. Hierüber soll in einem besonderen Abschnitte dieser »Untersuchungen« gehandelt werden, nachdem ich über die übrigen, von mir daraufhin untersuchten Wirbelthiere berichtet haben werde. Auch die Verhältnisse der Epidermis sollen hier nur in so

¹ Die damals von mir untersuchten Salamanderlarven waren zum Theil nicht entsprechend konservirt gewesen; zum Theil aber handelte es sich um neugeborene Larven. Die Angaben LEYDIG's beziehen sich jedoch offenbar — er berichtet leider nichts über Größe oder Alter — auf ältere Larven, wie aus meiner späteren Darstellung der Verhältnisse bei den Salamanderlarven hervorgehen wird.

weit besprochen werden, als es zum Verständnis ihrer Verbindungen mit dem Corium nothwendig ist. Denn auch darauf gedenke ich in einem besonderen Abschnitt zurückzukommen.

Zuvor dürfte es jedoch nothwendig sein, die angewandte Technik zu beschreiben, was um so ausführlicher geschehen muss, als ich deren Brauchbarkeit speciell am Axolotl erprobt habe.

A. Untersuchungsmaterial und Technik.

a. Material.

Das Untersuchungsmaterial, das mir vom Axolotl, der Larve des *Amblystoma tigrinum* (Green) zur Verfügung stand, war verschiedener Herkunft. Diejenigen Thiere, an denen ich die Untersuchung hauptsächlich ausführte, stammten aus Zuchten, die ich in Würzburg im Jahre 1891 und 1892 selbst aufgezogen hatte. Es waren Thiere von 137, 125, 78 und 50 mm Länge (von der Schnauzen- bis zur Schwanzspitze gemessen), sowie ganz junge Larven von 11 mm Länge. Später hatte ich dann Gelegenheit, auch ein Exemplar von 220 mm Länge zu untersuchen, das zu benutzen Herr Geh. Rath BÜTSCHLI mir freundlichst gestattete. Erst gegen Ende meiner Studien erwarb ich dann noch einige weitere Thiere, die ich bis zu verschiedener Größe heranwachsen ließ¹. Dadurch hatte ich dann ferner Exemplare zur Verfügung, welche 123, 122, 56 und 55 mm maßen.

b. Technik.

In seinem schon oben citirten Buche: »Die Zelle und die Gewebe« spricht O. HERTWIG die Erwartung aus, dass die Nachweise von Zellverbindungen »sich noch erheblich mehrten werden, je mehr man auf den wichtigen Gegenstand achtet und eigene Methoden zu dem Zwecke ausbildet« (98, p. 34). Ich glaube, die Besprechung der von mir angewandten Technik nicht besser einleiten zu können, als durch die Anführung dieses Ausspruches. HERTWIG hat ganz recht: es bedarf nicht nur besonderer Methoden, man muss auch auf den Gegenstand besonders achten! Durch irgend eine besondere oder neue Methode kann eine Thatsache zwar gefunden werden, sie kann aber trotzdem unbeachtet bleiben; und umgekehrt kann eine Beobachtung ohne Anwendung besonderer Methoden gemacht werden.

¹ Ich bezog dieselben aus der Zierfischzüchterei und Gärtnerei von Gebr. HARSTER in Schönaun bei Heidelberg.

Bei meinen eigenen Untersuchungen ist es mir in dieser Hinsicht merkwürdig ergangen.

Die ersten Beobachtungen über Verbindungen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen wurden von mir zufällig an einem mit Indigkarmin-Boraxkarmin gefärbten Präparat angestellt. Ich glaubte Anfangs damit eine besondere Methode für den Nachweis von Zellverbindungen gefunden zu haben; bei der weiteren Anwendung ergab sich jedoch die betäubende Thatsache, dass es mir nicht mehr gelang, Präparate zu erzielen, welche am gleichen Objekte oder an anderen Objekten das Nämliche gezeigt hätten, wie die ersten »zufälligen« Präparate. Trotz alles Variirens der Methode habe ich auch später niemals zu finden vermocht, auf welchen besonderen Umständen das Gelingen der ersten Präparate beruhte. Ich werde darauf später noch zurückkommen (vgl. p. 195).

Durch diese Misserfolge sah ich mich veranlasst, zu den einfachsten und ältesten Methoden meine Zuflucht zu nehmen. Es waren gerade ältere, mit einfacher Technik arbeitende Autoren, von denen die meisten früheren Angaben über Verbindung von Zellen verschiedener Gewebe stammten. Das Natürlichste also war, zu deren Technik zurückzukehren. So verwandte ich denn zunächst längere Zeit das einfache Mittel, das die älteren Histologen hauptsächlich anwandten: nämlich Behandlung der Schnitte mit Essigsäure — und zwar mit Erfolg. Der wesentlichste Unterschied gegenüber der alten Technik bestand nur darin, dass ich nicht mit dem Rasirmesser schnitt, sondern dass ich von sorgfältig konservirtem Material Paraffinschnitte anfertigte und dass ich in diesem vorher durch Boraxkarmin eine Kernfärbung erzielte, was natürlich die Übersicht der Präparate erleichterte. Solche Schnitte behandelte ich auf dem Objektträger mit Essigsäure oder schloss sie in Mischungen von Essigsäure und verdünntem Glycerin ein. Diese höchst einfache Methode, die im Wesentlichen nur eine Kombination der Technik der alten Histologen mit der modernen Paraffineinbettung darstellt, lässt in der Regel die Zellverbindungen mit voller Deutlichkeit erkennen — wenigstens für denjenigen, der gewohnt ist, an ungefärbten oder schwach gefärbten Präparaten etwas zu sehen.

Wenn ich mich dann allerdings weiter bemühte, doch noch durch besondere Färbung die Zellverbindungen zur Anschauung zu bringen, so geschah es nicht nur desshalb, weil ich befürchten musste, dass bei dem Herrschen der modernen Färbetechnik in der

Mikroskopie meine Beobachtungen vielleicht nur von Wenigen Bestätigung finden würden¹, sondern weil eine Färbung auch aus Bequemlichkeitsgründen wünschenswerth erschien, und weil schließlich die einfache Essigsäurebehandlung vielleicht Manchem doch nicht ganz absolut einwandfrei erscheinen konnte. Nach vielerlei Suchen und Herumprobiren ist es mir dann schließlich auch gelungen, eine Färbemethode zu finden, die, wie ich wohl behaupten darf, Ausgezeichnetes leistet, und die — was mir Anfangs noch nicht möglich gewesen war — auch einen Einschluss der Präparate in Kanadabalsam gestattet. Bevor ich jedoch auf diese, so wie andere Färbemethoden eingehe, ist es nothwendig, die Konservierungs- und Schneidemethoden zu besprechen.

1) **Konservirung.** — Der größte Theil meines Materials war in konzentrirter wässriger Sublimatlösung oder in Sublimatessigsäure (2,5 Th. Sublimat und 2 Th. Essigsäure in 100 Th. Wasser gelöst) konservirt; das Auswaschen erfolgte in der üblichen Weise in steigendem Alkohol mit Jod- oder Jodjodkaliumzusatz. Dieses Material erwies sich für das Studium der Zellverbindungen mittels der unten zu schildernden Dahliafärbung als das brauchbarste, wobei jedoch zu betonen ist, dass die reine Sublimatkonservirung sich vielfach als die bedeutend vortheilhaftere erwies.

Auch Objekte, die in 70%igem Alkohol konservirt wurden, sind geeignet. Doch ist bei der Alkoholkonservirung eine Maßnahme nothwendig, die bei dieser Methode zwar wohl schon öfter empfohlen wurde, aber auch häufig vernachlässigt wird, nämlich das Objekt so in den reichlichen Alkohol in der Nähe der Oberfläche hereinzuhängen, dass das im Objekt enthaltene Wasser möglichst rasch nach unten sinkt und der Alkohol rasch und in voller Konzentration einzudringen vermag. Geschieht das nicht, so bildet sich am Grunde des Gefäßes eine verdünnte Alkoholmischung, die namentlich auf Epithelien in der bewährten macerirenden Weise wirkt. Beim Axolotl selbst habe ich gute Alkoholpräparate wenig verwandt; ein älteres

¹ Es ist nicht zu leugnen, dass die moderne Färbetechnik bei sehr vielen, wenn nicht sogar bei der Mehrzahl der Mikroskopiker die Fähigkeit, ungefärbte Präparate genügend zu studiren, nicht ganz zur Ausbildung kommen lässt. Ich habe mich gelegentlich davon überzeugen können, dass in der modernen Färbetechnik erfahrene Beobachter, die ich im Studium von Protozoen unterwies, die ja vielfach lebend studirt werden müssen, Anfangs nur außerordentlich wenig, ja fast nichts von dem wahrnahmen, was der in solchen Dingen geübte Mikroskopiker sofort und leicht zu erkennen vermag.

in Alkohol konservirtes Exemplar war, nach seinem Erhaltungszustand, offenbar nicht in dieser Weise behandelt worden. Für das Studium der Zellverbindungen war es daher leider unbrauchbar, wohl aber war es für die Untersuchung der Bindegewebsbündel und elastischen Fasern zu benutzen. Da es das größte mir zur Verfügung stehende Thier (220 mm Länge) war, konnte ich es speciell für die letztgenannten Elemente, die bei jüngeren Thieren noch kaum wahrzunehmen sind, nicht entbehren.

Andere Konservierungsmittel habe ich für das Studium der Zellverbindungen zwischen Epithel und Bindegewebe wenig verwandt, weil sie, wie noch zu erwähnen sein wird, die Anwendung der Dahliafärbung ausschließen. Doch habe ich sie für die Untersuchung anderer Fragen gelegentlich zu Rathe gezogen.

Pikrinschwefelosmiumsäure (Pikrinschwefelsäure nach KLEINENBERG 85 Theile, 1⁰/₀ige Osmiumsäure 15 Theile) konservirt ziemlich gut; die Zellverbindungen sind schon auf ungefärbten Schnitten einigermaßen deutlich, können aber mit der unten zu schildernden Dahliamethode nicht gefärbt werden, weil sich das Bindegewebe des Coriums zu stark mit färbt. Aus dem gleichen Grunde sind Chromessigsäure, Osmiumchromessigsäure (nach FLEMING) und die HERMANN'sche Flüssigkeit für die Untersuchung der Zellverbindungen nicht brauchbar. Dagegen leisten sie für das Studium der Nerven gute Dienste¹.

Zur Herstellung von Flächenpräparaten des Coriums, namentlich so weit dessen äußere Fläche in Betracht kam, wurde das Epithel in 30⁰/₀igem Alkohol abmacerirt und dann theils mit der Pincette abgezogen, theils abgepinselt oder mit einem feinen Skalpell abgeschabt.

¹ Vielleicht ist der nachfolgende kleine Kniff bei dem Auswaschen von Chromsäurepräparaten etc. in fließendem Wasser einem oder dem anderen Kollegen nicht unerwünscht. Um bei geringem Wasserzufluss ein tropfenweises Zufießen des Wassers zu verhindern, was wegen des Geräusches und des Spritzens nicht angenehm ist, stecke ich in den Wasserhahn einen weit durchbohrten Kork; an diesem wird, entweder einfach durch Einklemmen, ein bis in das Waschgefäß herabreichender Bindfaden befestigt, oder, wenn man raffinirter verfahren will, vier dünnere Fäden, die durch Durchstechen des Korkes und einen einfachen Knoten an diesem befestigt werden. Das Wasser läuft dann geräuschlos und gleichmäßig an dem Faden herunter. Diese Vorrichtung ist einfacher und billiger als die am Hahn anzubringenden Siebe, die von Zeit zu Zeit unbrauchbar werden.

2) **Einbettung und Aufkleben der Schnitte.** — Die Einbettung und das Schneiden von Objekten, in denen reichlich fibrilläres Bindegewebe enthalten ist, bietet in der Regel gewisse Schwierigkeiten. Im Allgemeinen wird dieses Gewebe bei der Paraffineinbettung so hart und spröde, namentlich nach Anwendung von Chromsäuremischungen, dass für größere Hautstücke größerer Thiere, trotz vorichtigster Behandlung, das Schneiden sich schwierig gestalten kann. Namentlich erfordert die Herstellung von Flächenschnitten bedeutende Sorgfalt und setzt eine möglichst kurze und nicht zu starke Erhitzung voraus. Dicke Schnitte brechen leicht entzwei. Ich habe desshalb zur Untersuchung der Bindegewebelemente des Coriums gelegentlich auch Celloidineinbettung angewandt, womit dickere, zur Übersicht empfehlenswerthe Schnitte leichter hergestellt werden können.

Auch bei Paraffineinbettung empfiehlt sich, bei Untersuchung der Zellverbindungen, nicht zu dünn zu schneiden, da sonst zu viele durchschnitten werden; ich regulirte die Schnittdicke meistens auf 10—15 μ , gelegentlich sogar 20 μ , und ging im Allgemeinen nicht unter 5 μ herab.

Beim Aufkleben der Paraffinschnitte entsteht für die Untersuchung der fibrillären Elemente des Coriums eine Schwierigkeit, die sich namentlich bei dickeren Schnitten recht störend bemerkbar machen kann, die jedoch theilweise zu umgehen ist. Die bewährtesten Methoden zum Aufkleben von Paraffinschnitten, wenn es sich um Schnittfärbung handelt, sind diejenigen mit Eiweißglycerin und mit Wasser, vor Allem aber die letztere. Bei beiden, ganz besonders aber bei der letztgenannten, wird der Schnitt in Wasser oder in einer wässrigen Flüssigkeit erwärmt. Dabei quellen die Bindegewebsbündel natürlich und trocknen in Folge dessen oft in einem etwas verzerrten Zustand auf dem Objektträger auf, was sich, wie erwähnt, insbesondere bei dickeren Schnitten störend bemerkbar machen kann. In der Regel erfolgt die Quellung etwas aus der Schnittebene heraus. Aus diesem Grunde sind derartig aufgeklebte Präparate für das Studium der Bindegewebsbündel nur mit Vorsicht, oft sogar gar nicht zu gebrauchen. Ich habe mir viele Mühe gegeben, diesen Übelstand zu beseitigen, ohne dass es mir jedoch gelungen wäre. Vielleicht ist es nicht unnütz, auch diese vergeblichen Versuche anzuführen. Zunächst benutzte ich beim Aufkleben statt des Wassers verdünnten Alkohol, der ja bekanntlich auch zuerst hierzu verwendet worden war (GAULE). Da

hierbei der Alkohol zuerst verdunstet, so befindet sich danach der Schnitt schließlich doch auf fast reinem Wasser und zeigt daher die gleichen Übelstände, wie bei Anwendung von Wasser allein. Verwendet man aber starken oder absoluten Alkohol, so erfolgt die Verdunstung zu rasch, d. h. bevor das Paraffin plastisch geworden ist und der Schnitt sich fest genug an den Objektträger angesaugt hat. Denn das Wesentliche bei der Wasseraufklebung besteht, wie gerade diese Versuche lehren, darin, dass das Paraffin und der Schnitt weich und plastisch werden und dass letzterer allmählich, aber um so fester an das Glas angepresst wird. Ich versuchte desshalb andere Flüssigkeiten zur Anwendung zu bringen, namentlich Propylalkohol, welcher mir wegen seines höheren Siedepunktes geeignet erschien; aber auch er war unbrauchbar, da er, wenn auch nur wenig, doch noch gerade genug, um ihn unanwendbar zu machen, das Paraffin auflöst. Eine andere passende Flüssigkeit aufzufinden ist mir leider nicht gelungen. — Beim Studium der Zellverbindungen ist der bei Wasseraufklebung eintretende Missstand in der Regel von gar keiner Bedeutung, namentlich nicht bei einer Schnittdicke von 5–15 μ ; wohl aber ist dies bei Untersuchung der Bindegewebsbündel, speciell derjenigen der inneren Coriumlage der Fall. Zu diesem Zwecke habe ich daher den Nachtheil, den ich bei Schnittfärbung nicht beseitigen konnte, dadurch umgangen, dass ich in Celloidin einbettete, oder dass ich die Objekte in toto färbte und dann die Paraffinschnitte mit Kollodiumelkenöl aufklebte, wobei natürlich eine Quellung der Bindegewebsbündel unterbleibt.

3. Färbungsmethoden. — Von Färbungsmethoden habe ich eine so große Menge versucht, dass ich sie nicht alle einzeln erwähnen kann; ich werde im Wesentlichen nur diejenigen aufführen, welche von Vortheil waren, indessen auch die mit einigen anderen gesammelten Erfahrungen anführen, um anderen Untersuchern eventuell unnöthige Arbeit zu sparen.

Zur Stückfärbung verwandte ich folgende Methoden, die ich auch für sehr viele andere Objekte sehr empfehlen kann. Es sind zum Theil Kombinationen bekannter Methoden, die aber, so viel ich sehe, in dieser Weise bis jetzt noch nicht benutzt wurden¹.

Boraxkarmin-Osmiumsäure-Holzessig. Durchfärbung mit Boraxkarmin in der üblichen Weise (12–24 Stunden). Nach Differen-

¹ Einige wurden auch bei verschiedenen, aus dem hiesigen Institute hervorgegangenen Arbeiten verwandt und dort gelegentlich schon erwähnt.

zierung in angesäuertem 70%igen Alkohol, Auswaschen in Wasser und Behandlung mit $\frac{1}{2}$ %iger Osmiumsäure (12—24 Stunden), darauf direkt, ohne Auswaschen, Reduktion des Osmiums in Holzessig, wobei die käufliche Flüssigkeit in der Regel mit dem gleichen oder doppelten Volumen Wasser verdünnt wurde (12—24 Stunden). Zur Anwendung kommt die Färbung bei Objekten, die in beliebiger Weise konservirt waren, möglichst in solchen Flüssigkeiten, die selbst keine Osmiumsäure enthielten. Sie giebt eine sehr gute Übersicht über die meisten Gewebestandtheile: Kerne roth, Zellprotoplasma grau bis schwarz, Muskeln ziemlich dunkelgrau bis schwarz, Bindegewebsbündel grau oder graugrünlich. Die Färbung des Protoplasmas und des Bindegewebes kann durch verschiedene Koncentration der Osmiumsäure und des Holzessigs beliebig variirt werden.

Ähnliche, mitunter noch schönere Resultate ergiebt die Kombination von Boraxkarmin mit der R. HEIDENHAIN'schen Hämatoxylinmethode: Durchfärben mit Boraxkarmin etc., darauf Behandlung mit $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{8}$ %iger wässriger Hämatoxylinlösung, danach, ohne Auswaschen, mit $\frac{1}{2}$ —1%iger wässriger Lösung von neutralem chromsauren Kali (CrO_4K_2). Die blaugraue bis blauschwarze Färbung des Zellprotoplasmas und des Bindegewebes kann auch hier durch verschiedene Koncentration des Hämatoxylins und des chromsauren Kalis beliebig variirt werden. Diese Methode kann ich ganz speciell zur ersten Orientirung an den verschiedensten Objekten empfehlen. Sie differenzirt die einzelnen Gewebe und Gewebestandtheile in sehr verschiedenen Farbentönen, ohne, nach Art vieler anderer Methoden, allzu viele Details verloren gehen zu lassen.

Gleichfalls sehr brauchbar ist Hämatoxylin-Eosin, ebenfalls als Stückfärbung benutzt: DELAFIELD'sches Hämatoxylin, mit dem 7—10fachen Volumen Wasser verdünnt und mit Essigsäure schwach angesäuert (nach BÜTSCHLI), darauf $\frac{1}{2}$ %ige wässrige Lösung des sog. wasserlöslichen Eosins.

Alle eben genannten Stückfärbungen sind wegen ihrer Bequemlichkeit auch für viele andere Objekte, namentlich auch für in Kursen zu vertheilende Schnitte, sehr empfehlenswerth und der einfachen Boraxkarminfärbung desshalb bedeutend vorzuziehen, weil letztere eigentlich fast nur eine Kernfärbung giebt und andere Gewebetheile höchstens in dem gleichen Farbentone mitfärbt, während bei den angeführten Methoden die verschiedenen Gewebe und Gewebestandtheile sehr verschiedene Farbentöne annehmen.

Zur Schnittfärbung sind die zur Stückfärbung verwandten Kombinationen natürlich auch alle brauchbar. Ich verwandte hierzu aber außerdem die folgenden, die meist dazu bestimmt waren, einzelne Gewebetheile besonders zu differenzieren.

Zur Untersuchung der Bindegewebsbündel auf Celloidinschnitten eignet sich recht gut die VAN GIESON'sche Methode (Hämatoxylin-Säurefuchsin-Pikrinsäure). Zur Färbung der gleichen Elemente auf Flächenpräparaten einzelner Coriumlagen oder auf Macerationspräparaten derselben wurde außer ihr Säurefuchsin ($1\frac{1}{2}\%$ in Wasser) oder triphenylrosanilintrisulfosaures Natron¹ (0,05% in Wasser) benutzt.

Elastische Fasern wurden, sowohl in Celloidin- wie Paraffinschnitten, mit der UNNA'schen sauren Orceinlösung² nachgewiesen, die ich übrigens gelegentlich auch, nach Boraxkarminbehandlung, als Stückfärbung benutzte. Bei Celloidinschnitten ist es nothwendig das Celloidin aufzulösen.

Am meisten Schwierigkeit bereitete, wie schon oben erwähnt, die Auffindung einer besonderen Färbung für die Zellverbindungen. Eine solche muss natürlich ihrem Wesen nach eine Färbung sein, durch welche das Zellprotoplasma tingirt wird, während namentlich die nichtzelligen Elemente des Bindegewebes ungefärbt oder schwächer gefärbt bleiben. Man kann nun zwar schon mit den oben angeführten Stückfärbungen die Ausläufer der Bindegewebszellen oft sehr weit verfolgen, wobei jedoch die zur Verwendung gelangenden Flüssigkeiten (ausgenommen das Boraxkarmin) stets verdünnt angewandt werden müssen, weil sich sonst die Bindegewebsbündel zu stark mitfärben. Auch die von UNNA empfohlene Färbung mit polychromem Methylenblau und Tannindifferenzirung leistet Ähnliches, wenn auch meist weniger Gutes. Keine dieser Methoden ist indessen im Stande, auch die feinsten Verzweigungen der Zellenausläufer scharf genug zu differenzieren, wie es gerade zum Nachweis der Zellverbindungen unbedingt nothwendig ist. In vorzüglicher Weise gelingt dies jedoch bei Anwendung von Dahlia.

Dass dieser Farbstoff hierzu brauchbar ist, beobachtete ich zuerst bei Anwendung der von EHRLICH angegebenen Dahliälösung

¹ Die Calciumverbindung wurde von BLOCHMANN in seiner sog. »modificirten VAN GIESON'schen Methode« angewandt. Beide Salze bilden, so viel mir bekannt, Bestandtheile der meist unter dem Namen »Anilinblau« käuflichen Anilinfarben.

² Bezogen als Lösung von Dr. G. GRÜBLER u. Co. in Leipzig.

(77, p. 263) auf Paraffinschnitte, und zwar bei Untersuchung in Wasser. Es zeigte sich, dass die Färbung des Zellprotoplasmas eine dunkelviolette war, während die bindegewebigen Theile des Coriums durch den Farbstoff viel schwächer tingirt waren, und dass bei starker Vergrößerung sich auch die feinsten Zellenausläufer ausgezeichnet verfolgen ließen. Das Bindegewebe war indessen, wie gesagt, etwas mitgefärbt. Meine weiteren Versuche bezweckten nun Zweierlei: einmal, die Dahliafärbung möglichst nur auf die protoplasmatischen Theile zu beschränken, ferner aber, die Präparate in Kanadabalsam oder Dammarlack überführen zu können. Denn leider hatte sich sofort ergeben, dass der Farbstoff bei der üblichen Entwässerung der Schnitte in Alkohol in dichten Wolken aus ihnen herausgezogen wird, so dass im Wesentlichen nur eine, allerdings recht schöne Kernfärbung übrig bleibt. Dies ist wohl auch der Grund, dass die Eigenschaft der EHRLICH'schen Dahliälösung, das Protoplasma gegenüber dem Bindegewebe electiv zu färben, bisher unbekannt geblieben ist.

Zum erst angeführten Zwecke versuchte ich, sowohl die durch die EHRLICH'sche Lösung entstandene Färbung zu differenziren, wie die Farbflüssigkeit selbst zu modificiren. Eine Differenzirung ist nun bis zu einem gewissen Grade in schwacher Essigsäure möglich, doch wird dabei leicht auch die Farbe aus den Zellen extrahirt. Bessere Erfolge hatte ich jedoch durch Veränderung in der Zusammensetzung der färbenden Flüssigkeit. Unter den vielerlei Versuchen, von denen manche, wie auch die EHRLICH'sche Lösung selbst, immerhin brauchbare Resultate ergaben, schienen mir diejenigen am erfolgreichsten zu sein, bei welchen die Bestandtheile der Farbmischung innerhalb folgender Grenzen variiren:

Dahlia (feste Substanz).	0,3—1,0 g
Essigsäure	15—20 ccm
Wasser	80—85 ccm

Diese Mischungen unterscheiden sich von der EHRLICH'schen (Alk. absol. 50 ccm, Wasser 100 ccm, Essigsäure 12,5 ccm, Dahlia: »so viel, dass eine fast gesättigte Lösung entsteht«) hauptsächlich durch den Mangel des Alkohols und durch den höheren Essigsäuregehalt. Lösungen in 70 %igem Alkohol färben, auch bei dem gleichen Essigsäurezusatz, wie er in meiner Wasserauflösung enthalten ist, wenig gut, noch weniger gut rein alkoholische Lösungen. Eine Lösung von Dahlia in absolutem Alkohol färbt sogar speciell die Bindesubstanzen

sehr stark, das Zellprotoplasma schwächer und lässt die Kerne fast ungefärbt, giebt also fast geradezu ein »Negativ« zu der oben angegebenen Lösung. Reine wässerige Lösungen, ohne Essigsäure, überfärben ebenfalls das Bindegewebe. Es ist also die Essigsäure anscheinend ein wesentlicher Zusatz bei der Mischung. Wie sie allerdings dabei wirkt, ist vollständig räthselhaft; ob sie durch die Quellung, die die Bindegewebsbündel in ihr erfahren, diese verhindert, den Farbstoff festzuhalten, ist eine Frage, die ich nicht zu beantworten wage. Übrigens bleiben die Bindegewebsbündel in der Regel auch bei ihr nicht ganz farblos, sondern sind oft etwas schwach blau violett gefärbt, was indessen erst bei sehr dicken Schnitten störend werden kann. Die Dauer der Färbung beträgt wenige Minuten bis eine halbe Stunde. Ausgewaschen wird in einer großen Schale mit Wasser, und zwar so lange, bis aller, das Präparat noch flüssig durchtränkende Farbstoff entfernt ist, weil dieser sonst, bei der sogleich zu beschreibenden Fixierungsmethode, natürlich auch auf den bindegewebigen Theilen festgehalten wird.

Vielfache Versuche habe ich zum Zwecke der Überführung gelungenener Dahliapräparate in Kanadabalsam oder Dammarlaek angestellt, was, wie ich oben schon erwähnte, nicht ohne Weiteres gelingt. Da ich nicht sogleich zum Ziele kam, habe ich Anfangs zumeist in Wasser oder verdünnter Essigsäure untersucht, wobei natürlich das Deckgläschen sorgfältigst mit Paraffin umrandet werden musste. Ein Einschluss in Glycerin ist nicht statthaft, da hierdurch der Farbstoff ausgezogen wird. Um nun eine Überführung der Schnitte in Harze, die in Folge der Ausziehbarkeit der Farbe durch Alkohol erschwert wurde, dennoch zu ermöglichen, versuchte ich zuerst, den Alkohol zu vermeiden. Zu diesem Zwecke benutzte ich Kreosot, Aldehyd und Methylal, alle jedoch ohne befriedigende Resultate. Methylal zog die Farbe aus den Schnitten zwar nicht aus, gestattet aber nicht, sie wasserfrei in Xylol überzuführen. In Methylal selbst werden sie zwar entwässert; beim Übertragen der Objektträger aus Methylal in Xylol wird jedoch, in Folge der durch die große Flüchtigkeit des Methylals erfolgenden Abkühlung, selbst bei raschestem Verfahren, so viel Wasserdampf aus der Luft auf den Präparaten kondensirt, dass diese unbrauchbar werden. Bessere Resultate erzielte ich dadurch, dass ich die Objektträger direkt aus dem Wasser in eine Mischung von 1 Theil Alkohol absol. + 4 Theile Terpentinöl (oder Xylol) brachte, darin rasch abschwunkte und dann

in reines Terpentin (oder Xylol) überführte¹. Hierbei wird nur wenig Farbe extrahirt und das Präparat genügend entwässert. Zu völlig befriedigenden Resultaten kam ich aber erst, als es mir gelang, die Färbung in dem Präparat zu fixiren, sie in Alkohol unlöslich zu machen. Ich hatte zwar schon eine ganze Anzahl von Substanzen als Beizen vor der Färbung in Anwendung gebracht, unter Anderem auch die in der Technik viel angewandte Tannin-Brechweinstein-Beizung, die schon RAWITZ für mikroskopische Präparate nutzbar zu machen versucht hatte (95, p. 76). Alle diese Beizen aber, und besonders auch die zuletzt genannte, bewirkten eine sehr starke Färbung der Bindesubstanzen durch Dahlia, wodurch sie für meine Zwecke unbrauchbar schienen. Dies ist aber nicht der Fall, wenn man zuerst färbt und dann mit Tannin-Brechweinstein behandelt². Auf diese Weise gelingt es ganz ausgezeichnet, die ohne Vorbeize erhaltene Färbung im Präparate so zu fixiren, dass dasselbe selbst lang andauernde Alkoholbehandlung ohne Nachtheile erträgt. Folgendes Verfahren erwies sich dabei als zweckmäßig: Färbung in der oben (p. 192) angegebenen Farbauflösung; Auswaschen in Wasser; Übertragen in 10%ige wässrige Tanninlösung (ca. 5 Minuten); Auswaschen in Wasser; Übertragen in 1%ige wässrige Brechweinsteinlösung (ca. 5 Minuten); Auswaschen in Wasser; Entwässern in Alkohol von steigender Konzentration; Xylol; Kanadabalsam.

Dieses Verfahren, das auch für andere (vielleicht für alle?) basische Anilinfarben anwendbar ist, kann nun auch noch mit anderen Färbungen kombinirt werden. Am besten gelingt dies mit $\frac{1}{2}$ %iger wässriger Eosinlösung (s. oben p. 190). Doch muss die Eosinfärbung (Dauer: einige Minuten) vor der Tanninbehandlung erfolgen, da sie sonst nicht einwirkt. Die Färbung mit Eosin vor der Dahliafärbung ist für die vorliegenden Zwecke ebenfalls unbrauchbar, weil das Eosin als Beize wirkt, so dass das Bindegewebe hierbei stark mitgefärbt wird³. Aus dem gleichen Grunde sind nun eine Anzahl sonst guter Konservierungsmittel für die Dahliafärbung unbrauchbar, so dass

¹ Ein ähnliches Verfahren zum Entwässern ist auch schon von anderen Seiten empfohlen worden und ist in manchen Fällen sicher von Nutzen.

² Die Anregung hierzu verdanke ich einem gelegentlichen Gespräche mit Herrn Hofrath Prof. BERNTHSEN, Direktor der Bad. Anilin- und Sodafabrik in Ludwigshafen a. Rh.

³ Eosin wirkt übrigens auch etwas fixirend, aber lange nicht so gut wie Tannin-Brechweinstein.

diese — unter den von mir versuchten Flüssigkeiten — nur nach Behandlung mit Sublimatlösungen oder Alkohol gut gelingt. Dies gilt für alle Konservierungsmethoden, bei welchen z. B. Chromsäure, Platinchlorid oder Pikrinsäure in Frage kommen, welche anscheinend alle für das Bindegewebe als Beize wirken. Denn bei allen mit solchen Flüssigkeiten konservierten Objekten färbten sich die Bindegewebsbündel so stark mit, dass die Darstellung der Zellausläufer durch die Dahliamethode unmöglich ist.

Die Anwendung der Dahliafärbung mit nachheriger Fixirung als Stückfärbung ist mir nicht gelungen. Für Celloidinschnitte ist sie dadurch unbrauchbar, dass das Celloidin außerordentlich stark mitgefärbt wird. Die Anwendung ist also auf Paraffinschnitte und dünne Membranen beschränkt.

Außer den bis jetzt angeführten Schnittfärbungen wurden nun noch zahlreiche andere versucht, vor Allem zur Untersuchung der in Leukocyten, Mastzellen und anderen Elementen enthaltenen Granulationen, so z. B. Thionin (0,1% in Wasser), Toluidinblau (0,5% in Wasser), Orange-G (1% in Wasser), Bismarckbraun (1% in Wasser)¹, EHRLICH-BIONDI u. a. m.

Für viele Gewebebestandtheile giebt dann ferner, als Schnittfärbung verwandt, die Indigkarmin-Boraxkarmin-Färbung nach NORRIS und SHAKESPEARE sehr hübsche Resultate. Wie oben (p. 185) angeführt, war es mir mit dieser Methode zuerst durch Zufall gelungen, die Verbindungen von Epithel- und Bindegewebszellen beim Laubfrosch nachzuweisen, und zwar in einem in Kanadabalsam eingeschlossenen Präparat. Trotz der mannigfachsten Versuche und Variationen in den angewandten Flüssigkeiten ist es mir seitdem nie wieder gelungen, das gleiche Resultat zu erzielen. Es ergaben sich zwar Färbungen, die zur Untersuchung in Wasser oder Glycerin allenfalls brauchbar waren; bei der Überführung in Alkohol aber nahm stets das Bindegewebe eine Färbung an, welche die vorher sichtbaren Zellausläufer größtentheils nicht mehr hervortreten ließ, so weit diese nicht etwa dabei selbst entfärbt wurden. Als ich anfang mit der Dahliamethode brauchbare Resultate zu erhalten, setzte ich die Versuche mit Indigkarmin nicht mehr fort.

4. Abbildungen. — Auf die Abbildungen habe ich besondere Sorgfalt verwandt, und zwar nicht bloß in zeichnerischer Hinsicht,

¹ Ich verwende alle in Wasser löslichen Anilinfarben stets in wässrigen Lösungen; sie sind dann durch Alkohol viel weniger leicht auszuziehen, als wenn alkoholische Lösungen angewendet werden.

sondern — und das ist der Grund, wesshalb ich überhaupt davon spreche — besonders in sachlicher Hinsicht. Ich habe sämtliche Zeichnungen mit dem Zeichenapparat entworfen, nicht nur die Umrisse, sondern auch den größten Theil der Einzelheiten. Insbesondere gilt dies auch für die Zellausläufer und Zellverbindungen. Ich kann daher ausdrücklich betonen, dass ich, abgesehen von den mehr schematischen Figuren, in welche Details überhaupt nicht eingezeichnet wurden (wie Figg. 1—3), nirgends schematisirt habe und dass die Zeichnungen genau den betreffenden Stellen der Präparate entsprechen. Nur ab und zu habe ich Nebensächliches weggelassen, meistens aber alle Details, wie sie waren, wiedergegeben. Eine Freiheit habe ich mir genommen, indem ich nämlich, namentlich bei der Darstellung von Zellausläufern, mich nicht absolut genau auf einen scharfen optischen Durchschnitt beschränkt habe, sondern innerhalb sehr enger Grenzen liegende verschiedene Einstellungen berücksichtigte. Ohne eine derartige Freiheit wäre Vieles überhaupt nicht darstellbar gewesen, was namentlich für Flächenpräparate gilt. Ich kann jedoch mit Bestimmtheit versichern, dass ich in dieser Hinsicht in keiner Weise über das in solchen Fällen übliche Maß hinausgegangen bin, sondern nur in sehr beschränktem Maße von jener Freiheit Gebrauch gemacht habe. Keinesfalls ist dadurch mehr in eine Bildebene hineinprojicirt worden, als in der Regel in einer solchen auch am Präparat zu sehen ist. Von einer farbigen Wiedergabe der Präparate habe ich, obwohl die meisten durch ihre »Farbenpracht« dazu einladen, abgesehen, um die Herstellung nicht zu sehr zu compliciren. Das Meiste ließ sich auch so darstellen. Eine Ausnahme war nur geboten hinsichtlich des Pigmentes und der elastischen Fasern, die sich ohne Anwendung besonderer Farben nicht scharf genug hervorheben lassen.

B. Frühere Untersuchungen über die Haut des Axolotls.

Die Haut des Axolotls hat in zwei Arbeiten von CARRIÈRE und PAULICKI, die zusammen entstanden und beide im Jahre 1885 erschienen sind, eine ausführliche Darstellung erfahren. Besonders eingehend wurden dabei die Verhältnisse der Epidermis studirt, während das Corium¹ eine weniger gründliche Behandlung fand.

¹ Die Bezeichnung der einzelnen Hautschichten in der anatomischen und histologischen Litteratur ist keine einheitliche. Manche Autoren verstehen unter »Cutis« die ganze Haut, setzen diesen Ausdruck also gleich: »Integumentum

Ich habe vor Allem das letztere genauer untersuchen müssen und gebe desshalb zunächst einen kurzen Überblick über die Schilderung, welche CARRIÈRE und PAULICKI von dem Bau dieser Hautschicht entwerfen. Ihren Angaben über den Bau der Epidermis im Allgemeinen habe ich auch weniger Wesentliches hinzuzufügen.

Bei der eben ausgeschlüpften Larve fand CARRIÈRE an der Seite des Kopfes und an der Cornea »die Cutis durch eine deutliche Lage von Zellen dargestellt, welche theils pigmentlos, theils pigmentirt sind«. In der Cornea sind dieselben viel kleiner als an der Schnauze und liegen der Epidermis dicht an. »An dem übrigen Umfange des Körpers sind es meist nur vereinzelte Chromatophoren, welche die Cutis darstellen« (85, p. 23).

Bei einer 22 mm langen Larve ist unter der Epidermis »eine deutliche Lage fibrillären Bindegewebes« aufgetreten, über dessen Herkunft und genauere Beschaffenheit indessen nichts berichtet wird (l. c. p. 25).

Von einer 80 mm langen Larve ferner beschreibt CARRIÈRE das Corium (»die Cutis«) als eine an allen Körperstellen vorhandene »nach der Gegend sehr verschieden dicke Lage von Lamellen elastischen Gewebes (Fasern?), die nach außen zu sehr scharf in alle Unebenheiten der Epidermis eingreifen, an ihrer inneren Grenze in leichten Wellenlinien verlaufen, und wie bei den übrigen Amphibien von bindegewebigen Querstreifen durchzogen sind.« »Selten sieht man Kerne in dieser Schicht«; unter ihr werden vielfach Chromatophoren angetroffen, »welche mit ihren Verzweigungen auch in dieselbe hineinragen können, dann reich verästelte farblose Mesodermzellen, welche mit ihren Ausläufern ein Netz feinsten Fasern bilden. Diese Schicht ist besonders da deutlich, wo die oberste Cutisschicht nur wenig entwickelt ist, besitzt aber keine Grenze nach innen zu, sondern reicht bis zu den unter der Epidermis gelegenen Organen; in Folge dessen ist ihre Ausdehnung oft sehr groß, oft verschwindend klein, und es ist fraglich, ob wir sie streng genommen wirklich zur Cutis rechnen dürfen« (l. c. p. 28).

commune«. Andere nennen »Cutis« nur die bindegewebigen Theile des Integuments, die sie dann wieder in »Corium« (Lederhaut) und »Tela subcutanea« (Unterhautbindegewebe) einteilen. Und schließlich wird vielfach »Cutis« als gleichbedeutend mit »Corium« (Lederhaut) gebraucht. Ich werde desshalb die Bezeichnung »Cutis« ganz bei Seite lassen und unterscheide in der Haut: Epidermis (Oberhaut), Corium (Lederhaut) und Tela subcutanea (Unterhautbindegewebe).

Diese Beschreibung CARRIÈRE's ist, wie der Wortlaut zeigt, namentlich in histologischer Hinsicht eine recht dürftige. Ausdrücke wie »Lamellen elastischen Gewebes« und »bindegewebige Querstreifen« sind nicht geeignet, eine brauchbare Vorstellung von den in Betracht kommenden Gewebselementen zu erwecken.

PAULICKI untersuchte einen größeren, etwa einjährigen Axolotl von 140 mm Länge. Er schildert dessen Corium folgendermaßen: »Die Grundlage der Cutis bildet Bindegewebe, welches in zwei verschiedenen Modifikationen, einer festeren, dichteren und einer weichen, lockeren vorkommt. Die erstere bildet wagerechte, der Körperoberfläche folgende Lagen, welche die Cutis nach außen und innen abgrenzt«¹ (»äußere und innere Cutislamelle«). »Das weiche, lockere Bindegewebe füllt den Raum zwischen beiden Cutislamellen aus«. »Es bildet Züge, die in senkrechter Richtung sich von einer Lamelle zur anderen erstrecken«. Die obere Cutislamelle, welche meist nur als ein dünner Saum erscheint, hat »an mehreren Stellen ein homogenes Aussehen, an anderen Stellen erscheint sie aus einigen Fibrillen zusammengesetzt«. »Die untere Cutislamelle ist durchschnittlich viel stärker entwickelt als die obere. Auf eine mehr homogene, untere Schicht folgen blattartig auf einander gelegt horizontale Schichten, die von Strecke zu Strecke an einander angeheftet sind, während sich die dazwischen gelegenen Partien bogenförmig nach außen erheben. An manchen Körperstellen nähern sich die äußeren und inneren Cutislamellen und fließen schließlich zu einer einzigen Lamelle zusammen, die sehr dünn werden kann« (85, p. 144). Das subcutane Gewebe wird durch ein lockeres Bindegewebe gebildet und schließt »Lymphräume« ein.

Am Schlusse seiner Arbeit giebt PAULICKI eine genaue Beschreibung der Haut von einzelnen Körperstellen, in welcher sich noch einzelne bemerkenswerthe Angaben finden, die einige im Texte der Arbeit angeführte Punkte ergänzen. So erwähnt er hier, dass an der Dorsalseite des Vorderarms das Corium aus »einer stärkeren unteren und einer schwächeren oberen Lamelle« bestehe, welche sich an den Seitenwänden wieder nähern und in eine einzige Lamelle zusammenfließen. An der Stelle, wo die beiden Lamellen aus einander gewichen sind, bildet die Epidermis beutelförmige Einstülpungen (l. c. p. 157). Ähnliche Verhältnisse werden von der äußeren

¹ Muss wohl heißen »abgrenzen«.

Fläche des Kiemendeckels und von Längsschnitten durch die Kiemenstämme angegeben (l. c. p. 161 f.).

Diese Schilderungen PAULICKI's sind zwar, wie wir sehen werden, im Großen und Ganzen zutreffend, gehen indessen eben so wenig wie die CARRIÈRE's in histologische Details ein, so dass noch Vielerlei nachzutragen bleibt.

Junge Stadien des Axolotls hat MAURER untersucht, um an ihnen die Entwicklung des Bindegewebes aufzuklären. Bei Embryonen von 5, 6 und 7 mm konnte er ein Corium noch nicht feststellen, doch wurde das ektodermale Epithel »durch eine als scharfe Linie erkennbare Basalmembran vom unterliegenden Gewebe abgegrenzt« (92, p. 342). Erst bei Embryonen von 9 mm wurde zum ersten Male die Anlage eines Coriums angetroffen, »indem einige platte Zellen der Basalmembran der Epidermis fest anlagern. Es besteht aber noch keine fibrilläre Cutis«. Später entwickeln diese Zellen »in ihrer basalen, d. h. dem Ektoderm zugewandten Hälfte Fibrillen«.

Die neuesten Angaben über das Corium des Axolotls finden sich in den Arbeiten von HERRICK und COGHILL (98), BRANCA (99) und PROWAZEK (01). Die Arbeit von HERRICK und COGHILL hat die Nerven der Haut zum Gegenstand, nimmt aber als solche meistens ganz andersartige Elemente, beim Axolotl z. B. Bindegewebsbündel¹ in Anspruch und ist auch sonst in jeder Hinsicht als durchaus ungenügend zu bezeichnen. Die Arbeiten von BRANCA und PROWAZEK², die sich auf Wundheilung und Regeneration beziehen, enthalten nur vereinzelte Angaben.

C. Bau und Entwicklung des Coriums des Axolotls im Allgemeinen.

Die jüngsten Stadien, die ich untersuchte, sind Larven von 11 mm. Hier ist unterhalb der Epidermis überall eine dünne, ungeschichtete und zellenlose Lamelle vorhanden, welche die ersten Anfänge des Coriums darstellt.

Bei einer Larve von 50 mm Länge ist der Zustand des Coriums noch nicht sehr viel weiter verändert. Auch hier breitet es sich als

¹ In der gleichen Arbeit werden auch glatte Muskelfasern aus der Haut von Anuren als Nervenfasern gedeutet, worauf ich an anderer Stelle noch zu sprechen kommen werde.

² Die Berücksichtigung der Litteratur ist in dieser Arbeit leider eine recht flüchtige. Auch betreffs der Zeichnungen ist Mancherlei zu beanstanden. Obwohl farbig wiedergegeben, fehlen bei manchen Figuren Angaben über die angewandte Technik.

eine ziemlich gleichmäßige Schicht unter der Epidermis aus, ohne eine Differenzirung in die späteren Lagen erkennen zu lassen (Fig. 2 c). Nur ist es natürlich dicker, enthält schon einzelne Protoplasmaausläufer und lässt auch eine Schichtung erkennen.

Bei einem Thiere von 78 mm Länge dagegen (Fig. 3) sind die Verhältnisse andere geworden. Hier finden sich bereits Anlagen der großen sackförmigen Hautdrüsen (*dr*), welche sich von der Epidermis her in das Corium einsenken. Dieses selbst aber hat sich nun, z. B. zu den Seiten des Rumpfes, in drei Schichten differenzirt (Fig. 3), welche wir als die äußere (*c_a*), mittlere (*c_m*) und innere (*c_i*) Coriumlage¹ bezeichnen wollen. Die äußere Lage hat etwa den Charakter, wie ihn das ganze Corium auf den jüngeren Entwicklungsstadien bewahrte, stellt also eine ziemlich dünne Lamelle dar; die mittlere Lage ist zu einem mehr lockeren Bindegewebe geworden, in welches die sackförmigen Drüsen eingebettet sind; die innere Lage schließlich zeigt schon deutlich die bekannte charakteristische Schichtung des fibrillären Bindegewebes, welches sie dauernd bewahrt.

Die älteren Stadien, z. B. von 125 und 137 mm Länge, und der »erwachsene« Axolotl von 220 mm weisen hinsichtlich der Zusammensetzung des Coriums aus einzelnen Lagen die gleichen Verhältnisse auf, wie das Stadium von 78 mm; in den Grundzügen ist dies von PAULICKI schon richtig geschildert worden. Bei den älteren Thieren sind nur die Drüsen weiter entwickelt und die einzelnen Lagen des Coriums, insbesondere die mittlere und innere Lage (*c_m*, *c_i*), bedeutend mächtiger geworden (Figg. 4 und 5). Während bei dem Thiere von 78 mm Länge die Gesamtdicke des Coriums an der Seite des Rumpfes 170—210 μ beträgt, wovon etwa 21—26 μ auf die innere, 149—184 μ auf die mittlere und nicht ganz 1 μ auf die äußere Lage entfallen, hat das Corium bei dem Thiere von 137 mm Länge an der gleichen Körperstelle eine Dicke von 424—744 μ , die innere Lage von etwa 90 μ , die mittlere von 330—650 μ , die äußere von 3 μ . Bei dem erwachsenen Individuum von 220 mm Länge maß ich für die Gesamtdicke 650—970 μ , innere Lage 85—90 μ , mittlere Lage 570—890 μ , äußere Lage 4—5 μ . Hieraus geht hervor, dass

¹ Ich werde im Nachfolgenden, um Verwechslungen zu vermeiden, mit »Lagen« die einzelnen unter einander verschiedenen, der Körperoberfläche parallel geschichteten Bestandtheile des Coriums selbst, unter »Schichten« dagegen die im Corium auftretende lamellenartige Schichtung der Bindegewebsbündel bezeichnen.

es später vor Allem die mittlere Coriumlage ist, welche das Gesamtdickenwachsthum bedingt, während die innere und äußere Coriumlage schon früher ein gewisses Maximum erreichen.

Die Maße der mittleren Lage schwanken in ziemlich erheblichen Grenzen. An verschiedenen Stellen des Körpers ist ihre Dicke ziemlich wechselnd. Außerdem aber zeigt sie an der gleichen Region des Körpers dünnere Partien, was daher rührt, dass die Epidermis sich vielfach in das Corium einsenkt.

Diese Einsenkungen beruhen zum Theil auf Verdickungen der Epidermis, namentlich an den Stellen, an welchen die Drüsen mit ihr in Verbindung stehen, wie z. B. Fig. 4 zeigt; besonders bei größeren Drüsen ist indessen die Verdickung noch bedeutender, als auf dieser Figur.

Auch bei Betrachtung der Epidermis im Ganzen lassen sich diese Verdickungen wahrnehmen. Wenn man z. B. die Haut von in Sublimat konservirten Thieren ungefähr 1—2 Stunden in Wasser kocht, so lässt sich die Epidermis in einzelnen Fetzen abheben; betrachtet man nun solche losgelöste Fetzen von der Seite, mit welcher sie dem Corium auflagen, so sieht man bei Lupenvergrößerung die Epidermisverdickungen deutlich als zahlreiche, kleine buckelförmige Erhebungen vortreten.

An einem anderen Theil von Stellen, an welchen auf Schnitten die mittlere Coriumlage bedeutend dünner als gewöhnlich erscheint, beruht dies auf den bekannten Furchen, welche beim Axolotl auf den Seiten des Rumpfes quer zur Längsachse des Körpers verlaufen. Bei Thieren von 50 mm Länge sind diese Furchen erst schwach angedeutet, bei den größeren Exemplaren dagegen überall deutlich. Sie ziehen, wie beiläufig bemerkt sein mag, nicht immer vollständig von der Dorsal- nach der Ventralseite, sondern können vorher unterbrochen sein. In diesem Falle scheinen dann die Furchen meist zahlreicher zu sein als die Muskelsegmente, mit deren Grenzen sie sonst wohl im Allgemeinen, aber nicht völlig, übereinstimmen (Fig. 5).

Diese Furchen nun kommen dadurch zu Stande, dass sich die Epidermis mit der ihr dicht anlagernden äußeren Coriumlage einsenkt, ohne dass dabei beide eine Verdickung erfahren; und da auch die innere Coriumlage unter diesen Furchen durchaus gleichmäßig dick bleibt, so erscheint unter ihnen nur die mittlere Lage verdünnt, was, wie die oben angeführten Maße zeigen, recht beträchtlich sein kann (Fig. 5).

Die bisher geschilderte Zusammensetzung des Coriums aus drei

Lagen, wie wir sie bei allen größeren Thieren fanden, ist nun bei diesen zwar über den größeren Theil des Körpers hin vorhanden, aber doch nicht überall. Im Allgemeinen kann man wohl sagen, dass sie so weit reicht, als die großen Hautdrüsen entwickelt sind oder in früheren Stadien der Anlage vorkommen (Fig. 1). Je kleiner die Hautdrüsen sind, desto dünner ist die mittlere Coriumlage, so dass die äußere und innere Coriumlage einander genähert oder durch ein einheitliches Corium ersetzt erscheinen, wie es ähnlich bei jungen Thieren, etwa der Larve von 50 mm, vorhanden ist. Mit anderen Worten: gleichzeitig mit der Entwicklung der Drüsen differenzirt sich das Corium in drei Schichten.

Schon C. RABL (89, p. 51) hat für *Salamandra*- und *Triton*-Larven hervorgehoben, »dass gleichzeitig mit der Ausbildung der Drüsen und vielleicht in Abhängigkeit davon die Hauptmasse der eigentlichen Cutis von der basalen Fläche der Epidermis allmählich abgedrängt wird und unter dieser ein ziemlich lockeres, faseriges Gewebe zurückbleibt, in welchem auch die Pigmentzellen liegen«. Dieses Gewebe, das er als »subepidermales Bindegewebe« bezeichnet, entspricht dem, was ich als »mittlere Coriumlage« bezeichnet habe. Die äußere, sehr dünne Coriumlage, die, wie ich an anderer Stelle zeigen werde, auch bei *Salamandra*- und *Triton*-Larven vorhanden ist, hat RABL jedoch offenbar übersehen. Eben so berichtet MAURER (95, p. 135), dass man bei gewissen Stadien von Anurenlarven in der Gegend der ersten großen Hautdrüsen »die Epidermis von der fibrillären straffen Lederhaut abgedrängt« und zwischen beiden eine neue Schicht entwickelt findet, »welche allmählich sich später um den ganzen Körper ausdehnt«, und die er als »lockere Coriumlage« bezeichnet. Im Wesentlichen dieselbe Darstellung hat er bei späterer Gelegenheit wiederholt (98, p. 331 ff.). Auch ihm ist die äußere Coriumlage entgangen, die indessen, wie ich mich selbst überzeugt habe, auch bei den Anurenlarven vorhanden ist. Dagegen hat sie EHRMANN richtig gesehen (96, p. 25).

Für den Axolotl berichtete, wie oben bereits angeführt, schon PAULICKI (85, p. 144), dass die von ihm als »äußere und innere Cutislamelle« bezeichneten Schichten an manchen Körperstellen »zu einer einzigen Lamelle zusammenfließen«. Als solche Stellen werden von ihm angegeben: die lateralen Theile des Vorderarmes, die äußere Fläche des Kiemendeckels und die Kiemenstämme (l. c. p. 161 ff.). Merkwürdigerweise aber erwähnt er gerade diejenigen Stellen nicht, an welchen die Vereinigung der äußeren und inneren Coriumlage am

deutlichsten und schönsten zu beobachten ist, nämlich die Flossensäume und die terminalen Partien des Schwanzes auch größerer Thiere.

Die Flossensäume sind auch bei den größten Thieren noch sehr gut entwickelt. Der dorsale Saum beginnt schon ziemlich bald hinter dem Kopfe, ungefähr in der Gegend der Vorderextremitäten. Er ist hier zunächst noch ziemlich niedrig, nimmt dann aber nach hinten an Höhe allmählich zu, um am Schwanze seine größte, recht beträchtliche Höhe zu erreichen. Sein Querschnitt ist ungefähr dreieckig. Am Anfange, über dem Rumpfe jedoch, ungefähr von der Gegend des Ursprungs der Vorderextremitäten bis zu der des Ursprungs der Hinterextremitäten, ist die dorsale Kante ziemlich abgerundet, wird aber von vorn nach hinten zu immer schärfer. Der Winkel, in welchem die beiden Seiten des Flossensaumes auf einander stoßen, wird daher gegen den Schwanz zu immer spitzer. Während er z. B. in der Mitte des Rumpfes noch ungefähr 30° beträgt, misst er an manchen Stellen des Schwanzes mitunter nur 10° und weniger, ja die beiden Hautflächen sind hier gegen die dorsale Kante zu oft nahezu parallel und vereinigen sich dann erst unmittelbar an der Kante, wo sie ziemlich plötzlich nach der Mitte zu umbiegen können. Am Schwanze beginnt die Schwanzflosse — auf Querschnitten betrachtet — in der Regel mit einem breiteren Abschnitt, der allmählich in den Haupttheil des Schwanzes übergeht (s. Fig. 1), während die Hauptmasse des Flossensaumes, die sich gegen diese basale Zone etwas absetzt, sich sehr allmählich zuspitzt. Auf Fig. 1 z. B. beträgt (an der Figur gemessen) der dorsoventrale Durchmesser des Haupttheiles des Schwanzes, d. h. so weit dieser Muskulatur enthält, etwa 5 cm, der basale Abschnitt des Flossensaumes, welcher sich rasch von einer Breite von 1,9 cm auf 1,7 cm verschmälert, 0,5 cm und der sich allmählich zuspitzende Theil 6,5 cm. Noch deutlicher ist diese Abgrenzung der basalen Zone auf Fig. 1 an dem ventralen Flossensaume zu sehen¹. Dieser beginnt unmittelbar hinter dem After und zieht bis zur Schwanzspitze; er ist im Allgemeinen etwas niedriger als der dorsale Flossensaum, mit dem er sonst übereinstimmt. Auf den eben geschilderten Eigentümlichkeiten der Flossensäume beruht die starke seitliche Kompression des gesamten Schwanzes.

An Querschnitten durch den Rumpf des Thieres von 78 mm

¹ Die leichte Verdickung der ventralen Schwanzflosse in Fig. 1 beruht auf einer kleinen Unregelmäßigkeit, die durch die Konservirung bewirkt wurde.

Länge sieht man deutlich, wie an der Stelle, wo die dorsale Schwanzflosse sich an den Rumpf ansetzt (Fig. 3 bei *), die innere (c_i) und äußere (c_a) Coriumlage sich ziemlich plötzlich zu einer einheitlichen Lage vereinigen (c). Bei den größeren Individuen ist es am Rumpfe gerade so; und in beiden Fällen erfolgt die Vereinigung ohne Einschaltung einer größeren Übergangszone. Dies entspricht dem Umstande, dass der Umriss des Rumpfes ziemlich scharf in denjenigen des ihm ansitzenden Flossensaumes umbiegt, und dass dessen Basis ganz bedeutend schmaler ist, als der Breitendurchmesser des Rumpfes.

An solchen Stellen jedoch, wo der Breitendurchmesser der Flossenbasis sich von dem des eigentlichen Körpers weniger unterscheidet, wie im Schwanze, der, wie eben erwähnt, im Allgemeinen eine von den Seiten her ziemlich stark komprimierte Form besitzt, da ist die Annäherung der inneren und äußeren Coriumlage, wie sie auf den Querschnitten deutlich wird, eine mehr allmähliche (Fig. 1). Im Schwanze lässt sich dann weiterhin auch schön beobachten, wie die Differenzirung des Coriums in die drei Lagen mit der Entwicklung der Drüsen gleichen Schritt hält. Die Drüsen werden beim Axolotl, wie dies MAURER (95, p. 143) schon für andere Amphibien ausgeführt hat, zuerst in Längszonen angelegt, so dass man auf Querschnitten durch die Larven zunächst immer nur an bestimmten Stellen Drüsenanlagen antrifft. Auf Querschnitten durch den Schwanz eines Axolotls von 128 mm Länge, die ungefähr 17 mm hinter der Kloake geführt wurden, sieht man dem entsprechend die in Fig. 1 dargestellten Verhältnisse. Der Schwanz ist ziemlich stark seitlich zusammengedrückt und der Übergang des muskulösen eigentlichen Schwanzes in den dorsalen und ventralen Flossensaum ist, namentlich an dem ersteren, ein ziemlich allmählicher. Sowohl auf der Dorsal- wie auf der Ventralseite ist, wenigstens bei schwacher Vergrößerung, das Corium nur zwischen den mit * und ** bezeichneten Stellen deutlich in die drei Lagen differenzirt, wie sie sonst bei größeren Thieren, und auch bei dem gleichen Thiere, von welchem das Präparat her stammt, an den meisten Partien des Rumpfes angetroffen werden; hier (zwischen * und **) findet man demgemäß auch schon größere Drüsen vor. Nach außen von der Muskulatur ist jedoch die eben beginnende Sonderung des ursprünglich gleichmäßigen Coriums in seine drei Lagen erst bei stärkerer Vergrößerung festzustellen und es sind nur ganz frühe Entwicklungsstadien von Drüsen nachzuweisen. Die frühesten Drüsenanlagen entstehen also beim Axolotl — wenigstens in der Schwanzregion — in vier Längszonen, zwei dorsalen und zwei

ventralen, welche unmittelbar längs der Basis des dorsalen und des ventralen Flossensaumes hin sich erstrecken. Erst bei weiterem Wachstum des Thieres schreitet dann von diesen vier Längszonen aus die Sonderung des Coriums in drei Lagen, gleichzeitig mit der Bildung von Drüsen auch über der Muskulatur, weiter fort.

An den Flossensäumen verdünnt sich das Corium gegen die Kanten zu mehr und mehr. An den Stellen, wo sich äußere und innere Coriumlage an einander legen (Fig. 1**) ist es zunächst noch mehrschichtig und enthält Zellen eingelagert, um dann allmählich an Dicke abzunehmen, bis es etwa von der Hälfte oder dem letzten Drittel der Höhe des Flossensaumes bis zu dessen freier Kante (Fig. 1†) einschichtig wird und keine Zellen mehr einschließt. Man hat demnach in den Flossensäumen, von der freien Kante beginnend bis zu deren Basis, die verschiedenen Entwicklungsphasen des Coriums neben einander vor sich, was ja leicht erklärlich ist, da bei dem weiteren Wachstum des Thieres auch die Flossensäume noch wachsen.

In der nachfolgenden Darstellung werde ich mich nun zunächst auf die Beschreibung des Coriums beschränken, wie es sich im Rumpfe und Schwanze, nebst dessen Flossensäumen, bei größeren, ausgebildeten Axolotln entwickelt zeigt, bei welchen also die Sonderung des Coriums in drei Lagen wenigstens am Rumpfe schon stets vollzogen ist.

D. Das Corium des Rumpfes und Schwanzes beim ausgebildeten Axolotl.

Das Corium, wie es sich am Rumpfe größerer Thiere findet, wird nach außen von der Epidermis (*ep*), nach innen von dem Unterhautbindegewebe (*sc*) begrenzt (Figg. 4, 5).

Nach LEYDIG (68, p. 29; 76a, p. 222) zerfällt die Lederhaut der Amphibien »in drei Hauptschichten, in die eigentliche Grundmasse der derben wagerechten Lagen und in zwei Grenzsichten«. Die derben wagerechten Lagen und die äußere Grenzschicht zusammen entsprechen dem, was ich selbst als »Corium« auffasse; die innere »Grenzschicht« möchte ich jedoch, wie dies auch schon PAULICKI gethan hat, eher als »Unterhautbindegewebe« bezeichnen, entsprechend der in der Histologie des Menschen und der Säugethiere meist üblichen Bezeichnungsweise, wonach das nach innen von der eigentlichen kompakten Coriummasse gelegene lockere Binde-

gewebe, durch welches das Corium mit der darunter liegenden Muskulatur sich verbindet, nicht mehr zum eigentlichen »Corium« mitgerechnet wird. Es ist das ja an sich sehr nebensächlich. Ich glaube jedoch, dass die von mir angenommene Bezeichnung nicht nur im Hinblick auf den Vergleich mit der Histologie der Säugethiere gerechtfertigt ist, sondern auch dadurch, dass der Grad der Ausbildung dieser Schicht bei den Amphibien sehr wechselt, und dass das lockere Unterhautbindegewebe diejenige Lage darstellt, durch deren Durchtrennung eine präparative Loslösung der übrigen Haut im Zusammenhang ermöglicht wird.

Das Corium selbst besteht am Rumpfe und am Schwanze der von mir untersuchten größeren Thiere (125, 137, 220 mm Länge) aus den schon oben erwähnten drei Lagen: der inneren, mittleren und äußeren Coriumlage (c_i , c_m , c_a). Die Dicke dieser Lagen wechselt nicht nur in Folge der ebenfalls schon früher angeführten Beeinflussung durch die Dicke und die furchenartigen Einsenkungen der Epidermis, sondern ist auch sonst an verschiedenen Stellen des Körpers verschieden. So ist z. B. das Corium an der Bauchseite in der Regel anscheinend dünner, als an den Seiten des Rumpfes.

Beim Übergang in die Flossensäume, von denen der dorsale schon vor der Mitte des Rückens beginnt, wird, wie schon oben (p. 204) ausgeführt wurde, die mittlere Coriumlage immer dünner und auch die äußere und innere Lage nehmen an Dicke etwas ab, bis sie dann zu der einheitlichen Lage sich vereinigen. Das gleiche Verhältnis findet sich am ganzen Corium des Schwanzes, auch zu dessen Seiten, nach außen von der Muskulatur, und zwar nimmt die Dicke des ganzen Coriums, wie speciell der mittleren Lage, vom Ursprung nach der Spitze des Schwanzes zu ab.

Ich beginne mit der genaueren Beschreibung der Bindegewebsbündel des Coriums, an welche sich in besonderen Abschnitten die Besprechung der elastischen Fasern, der Bindegewebszellen, der Pigmentzellen, der Mastzellen, der Leukocyten, sowie der Blutgefäße und Nerven anschließen wird. Hierbei wird es mehrfach nothwendig sein, nebenbei auch das Verhalten dieser Elemente im Unterhautbindegewebe in Betracht zu ziehen, da die Elemente des Coriums mit ersteren vielfach in näheren Beziehungen stehen.

a. Die Bindegewebsbündel.

Die bisher vorliegenden Darstellungen des Verlaufes und der Anordnung der Bindegewebsbündel in der Haut der Amphibien bleiben

noch erheblich hinter den Ansprüchen zurück, die man in dieser Beziehung zu stellen berechtigt ist. Ein Blick auf neuere Schriften insbesondere zeigt, dass »das Bindegewebe«, das in der Regel durchaus als »quantité négligeable« behandelt wird, selbst in vielen »histologischen« Schriften durch einige Zellkerne und dazwischen eingezeichnete mehr oder weniger gekräuselte Linien als genügend charakterisirt erachtet wird. In älteren Arbeiten ist es in der Regel etwas besser damit bestellt, als in neueren; jene stammen zumeist noch aus weniger farbenfreudigen Zeiten, in denen der Blick der Beobachter durch die intensiv gefärbten Präparate noch nicht so sehr verwöhnt und in Folge dessen auch vielfach für schwerer wahrzunehmende Verhältnisse mehr geschärft war, als heut zu Tage. Und doch giebt uns die moderne Färbetechnik, die allerdings außerhalb der Histologie des Menschen vielfach noch immer allzu einseitig gehandhabt wird, die Mittel an die Hand, auch die fibrillären Elemente des Bindegewebes der Haut in genauester Weise zu studiren. Für die vorliegenden Studien war dies in so fern besonders geboten, als, wie in einem späteren Theile zu erörtern sein wird, fibrilläre Elemente des Bindegewebes mehrfach, und zwar gerade bei gewissen Amphibien, fälschlicherweise als Zellverbindungen, also als Protoplasmaausläufer von Zellen beschrieben worden sind.

1. Das Unterhautbindegewebe.

Die Dicke des Unterhautbindegewebes ist eine sehr verschiedene. An vielen Stellen liegt das Corium der Muskulatur fast unmittelbar auf; an manchen Stellen wieder dagegen ist das Unterhautbindegewebe reichlicher entwickelt. Im ersteren Falle geht es fast unmittelbar in die Fascien der Muskeln über; in letzterem Falle dagegen finden sich, namentlich bei größeren Thieren, öfter ziemlich beträchtliche Lymphräume, auf deren Vorhandensein beim Axolotl schon PAULICKI (85, p. 153) aufmerksam gemacht hat. Diese sind dann vom Corium nur durch ganz schmale Lagen von lockerem Bindegewebe getrennt (Fig. 5 *lr*).

Das Unterhautbindegewebe enthält ziemlich locker vorhandene Bindegewebsbündel von meist feinerem Charakter. Sie verlaufen an den Stellen, wo die Lage mächtiger entwickelt ist, in den verschiedensten Richtungen (Figg. 20, 21)¹; wo sie jedoch in die Fascien

¹ Die beiden angeführten Figuren sind Präparaten entnommen, welche nicht speciell zur Untersuchung der Bindegewebsbündel angefertigt waren, und sollen auch hauptsächlich zur Darstellung der zelligen Elemente dienen; sie geben

übergeht und in den Fascien selbst, da sind die parallel zur Hautoberfläche ziehenden, welligen Bindegewebsbündel unter einander annähernd parallel, zu den darunter liegenden Muskelfasern jedoch senkrecht angeordnet (Fig. 19).

An der Basis der Flossensäume geht das Unterhautbindegewebe in die Substanz dieser über. Im Wesentlichen ist letztere ein lockeres, gallertiges Bindegewebe, welches von zahlreichen, meist quer durch den Flossensaum hindurch ziehenden Bindegewebsbündeln durchzogen wird (Fig. 33). Diese queren Bündel ziehen jedoch meist nicht durch die ganze Dicke der Säume hindurch, sondern fasern sich in deren Mitte auf; die einzelnen Fasern bilden maschige Lamellen, aus denen theils zu der entgegengesetzten Schwanzoberfläche ziehende quere, theils aber auch den Schwanz der Länge nach durchziehende Bündel ihren Ursprung finden. — Ich werde auf diese Dinge in einer anderen Arbeit zurückkommen.

2. Die innere Coriumlage.

Die Schilderung, welche PAULICKI (85, p. 144) von der inneren Coriumlage des Axolotls entwirft, ist eben so kurz wie unzureichend. Er berichtet von der bei ihm als »untere Cutislamelle« bezeichneten Lage nur, dass sie »durchschnittlich viel stärker entwickelt ist, als die obere« und dass »auf eine mehr homogene, untere Schicht blattartig auf einander gelegt horizontale Schichten folgen, die von Strecke zu Strecke an einander geheftet sind, während sich die dazwischen gelegenen Partien bogenförmig nach außen erheben«.

Die gemeinhin verbreitete Auffassung der inneren Coriumlage der Amphibien gründet sich fast ausschließlich auf die Untersuchung des Frosches und des Salamanders.

Es war RATHKE, welcher nach Untersuchungen an Reptilien »und verschiedenen geschwänzten und ungeschwänzten Batrachiern« die charakteristische Anordnung des Bindegewebes im Corium zuerst erkannt hatte: »In der Lederhaut dieser Thiere sind die Bündel des Bindegewebes so geordnet, dass sie je nach der Dicke der Haut verschiedentlich viele und der Epidermis parallele einfache Schichten zusammensetzen, in deren jeder sie in einer und derselben Richtung verlaufen, dagegen sich mit denen der nächst folgenden Schicht unter

daher nur andeutungsweise das wieder, was man an entsprechend guten Präparaten sehen kann. Da eine genauere Beschreibung des Unterhautbindegewebes mich zu weit von meinem Thema ableiten würde, dürften für die hier zu verfolgenden Zwecke die gegebenen Abbildungen wohl genügen.

ziemlich rechten Winkeln kreuzen« (47, p. 339). Diese, im Einzelnen noch etwas weiter ausgeführte Darstellung wurde von späteren Forschern in verschiedener Richtung ergänzt, nach Untersuchungen, welche, wie erwähnt, hauptsächlich an einheimischen Fröschen angestellt wurden. Die Ergänzungen bezogen sich zunächst darauf, dass auch senkrecht aufsteigende »Faserbündel« beschrieben wurden. Weiterhin wurden aber die Zellenelemente des Coriums untersucht, wenngleich gerade diese eine vielfach recht stiefmütterliche Behandlung erfuhren. Da ich an anderem Orte genauer auf diese Dinge zurückkommen werde, unterlasse ich, die Entwicklung unserer Kenntnisse von der Histologie des Coriums der Amphibien schon hier eingehender zu schildern, und darf wohl auf die später erscheinende Darstellung hinweisen. Nur das möchte ich erwähnen, dass die Auffassung RATHKE's in so fern Widerspruch erfuhr, als auch die Ansicht verfochten wurde, dass »nicht einfach neben einander liegende Bänder die auf einander folgenden Schichten bilden, sondern jede dieser Schichten für sich aus einem Flechtwerk kreuzweis durch einander gelegter und in entgegengesetzter Richtung verlaufender Bänder bestehe«. Diese Ansicht wurde zuerst von SZCZESNY für die Haut des Frosches aufgestellt (67, p. 32) und später von RABL auch für die Haut des erwachsenen Salamanders wieder aufgenommen, von welcher er sagt: »Die erwähnten Schichten der Cutis bestehen nicht etwa aus Bündeln, sondern, wie man sich leicht überzeugen kann, aus Lamellen, die selbst wieder aus, unter ungefähr rechten Winkeln sich durchkreuzenden feinsten Fibrillen zusammengesetzt sind« (89, p. 52). Die meisten Autoren jedoch scheinen sich, so weit sie überhaupt diese Verhältnisse berücksichtigten, der Auffassung RATHKE's angeschlossen zu haben.

Um den Bau der inneren Coriumlage richtig zu verstehen, ist es nothwendig, nicht nur Schnitte, und zwar in verschiedenen Richtungen anzufertigen, sondern auch Flächen- und Zupfpräparate von im Zusammenhang abpräparirten Stücken zu untersuchen.

Flächenpräparate der inneren Coriumlage stellt man sich am besten in der Weise her, dass man an einem herausgeschnittenen Stückchen Haut die lockeren Bindegewebsschichten, also das Unterhautbindegewebe und die mittlere Coriumlage, so wie die äußere Coriumlage und Epidermis durch vorsichtiges Abschaben mit einem feinen Skalpell entfernt. Man kann auf diese Weise die innere

Coriumlage ziemlich gut isoliren, sie dann färben¹ und als Flächenpräparat aufstellen. Schon mit schwacher Vergrößerung wird dann deutlich, dass in der That einander rechtwinkelig überkreuzende Liniensysteme vorhanden sind. Fig. 8 ist nach einem derartigen Präparate mit stärkerer Vergrößerung (ZEISS F, Oc. I) gezeichnet und giebt zwei Schichten wieder. Bei hoher Einstellung des Tubus kamen die parallel dem Seitenrande der Tafel ziehenden Linien zur Wahrnehmung. Man erkennt leicht, dass es sich um Bündel von Bindegewebsfibrillen handelt, die in verschiedener Richtung verlaufen. Theils sind es schmalere, theils breite bis bandartige Bündel, welche unter mehr oder weniger welligem Verlauf sich oft einander nähern und mit einander vereinigen und dadurch ein Netz- oder Maschenwerk bilden, dessen einzelne Maschen sehr langgestreckt sind. Niemals sieht man einzelne Bündel frei endigen oder sich keilartig zwischen andere einschieben, sondern immer vereinigen sich die zertheilten Enden der verschiedenen scheinbaren Bündel, um wieder anderen solchen den Ursprung zu geben. Dabei entstehen spindelförmige Lückenräume, in welchen aufsteigende Elemente im optischen Querschnitt erscheinen. Bei tieferer Einstellung wurde eine zweite Schicht von Fibrillenbündeln sichtbar, welche in gleicher Weise wie die erste gebaut ist, jedoch in rechtem Winkel dazu verläuft. Auch in ihr bleiben durch den welligen Bau spindelförmige Lücken frei, welche den aufsteigenden Fibrillenbündeln den Durchtritt gestatten. Letztere verlaufen theils einzeln, theils zu zweien und anscheinend nur selten zu mehreren.

Wenn man durch Abschaben isolirte Stücke der inneren Coriumlage mit Nadeln etwas aus einander zieht, so erhält man Bilder, wie Fig. 9 eines zeigt. Man erkennt daraus noch deutlicher, dass die wellenförmig gekräuselten Bündel und Bänder stellenweise sich vereinigen. Die langgestreckten Zwischenräume, die man hier sieht, sind durchaus nicht alle künstlich durch die Wirkung des Auseinanderziehens entstanden, sondern zum Theil auch natürlich vorhanden. Insbesondere gilt dies von den kleineren Räumen. Dass die ganzen Bündel in einzelne feine Fibrillen zerfasert werden können, ist insbesondere an den Rändern deutlich, wo die Fibrillen vielfach frei hervorragen. An den Stellen, an welchen die Bündel am schmalsten

¹ Zur Färbung solcher Präparate kann man verschiedene Farbstoffe mit ziemlich gleichem Vortheil verwenden. Ich benutzte Säurefuchsin und vor Allem trimethylrosanilintrisulfosaures Natron.

sind, haben die Bündel an gefärbten Präparaten ein dunkleres Aussehen. Dies beruht offenbar darauf, dass hier die einzelnen Fibrillen dichter zusammengedrängt sind, als an den etwas heller erscheinenden Partien. Natürlich verläuft die Kräuselung nicht genau innerhalb der zur Körperoberfläche parallelen Ebene, sondern vielfach auch in der darauf senkrechten Richtung von innen nach außen (in Beziehung auf das ganze Thier), wie noch bei der Beschreibung von Schnitten zu erwähnen sein wird, welche die Haut senkrecht durchschneiden. Diese Thatsache ist in so fern von Wichtigkeit, als sie erklärt, warum die eben geschilderten Verhältnisse auf Tangentialschnitten durch die Haut nicht in so deutlicher Weise erkannt werden können, wie bei der oben angegebenen Präparationsmethode. Tangentialschnitte sind nämlich desshalb ungünstiger zur Untersuchung als Flächenpräparate der ganzen Lage, weil es bei deren Dünne natürlich nicht nur sehr schwierig ist, die Schnitte genau tangential zu führen, sondern vor Allem auch wegen des erwähnten welligen Verlaufes eines Theiles der Bindegewebsbündel, welche, selbst bei richtiger Schnittführung, vielfach durchschnitten werden müssen, so dass die einzelnen Theile der Bündel in verschiedene Schnitte fallen. Eine Betrachtung von Fig. 7, wo die von innen nach außen gerichtete wellenförmige Kräuselung der Bindegewebsbündel schön zu erkennen ist, wird dies sofort verständlich erscheinen lassen. Denkt man sich durch diese Figur Schnitte gelegt, welche parallel zum oberen Rande der Tafel und senkrecht zur Tafelebene geführt würden, so ist klar, dass dieselben, wenigstens in den äußeren Partien der inneren Coriumlage, die nämliche Fibrillenlage mehrfach durchschneiden und desshalb deren Anordnung nur sehr undeutlich zur Anschauung bringen würden. Tangentialschnitte durch die innere Coriumlage bringen somit ziemlich wenig Aufklärung. Dagegen ist unerlässlich das Studium von Schnitten, welche senkrecht zur Oberfläche der Haut gerichtet sind.

Um völlige Klarheit zu erhalten, ist es nothwendig, bei der Schnittrichtung die Anordnung der Bindegewebsbündel zu berücksichtigen. Da dieselben, nach den Beobachtungen an Totalpräparaten, in zwei einander überkreuzenden Richtungen verlaufen, welche schichtenweise abwechseln, so muss man natürlich möglichst parallel zu einer dieser beiden Richtungen schneiden. Auf diese Weise erhält man die eine Hälfte der Bündel im Längsschnitt, die andere dagegen im Querschnitt; nur annäherungsweise natürlich, da es nicht möglich ist, die Richtung ganz genau zu treffen und da ja die einzelnen

Bündel, wie gezeigt, auch innerhalb der nämlichen Schicht etwas wellig verlaufen. Derartige Schnitte bestätigen somit an gut getroffenen Stellen (Fig. 7) deutlich, dass in der That die Bindegewebsbündel auf einander folgender Schichten in zwei einander überkreuzenden Richtungen verlaufen und dass es sich also bei größeren Individuen vom Axolotl jedenfalls nicht um innerhalb der gleichen »Lamelle« sich durchflechtende oder durchkreuzende Fibrillen handelt, wie SZCZESNY für den Frosch und RABL für den Salamander angegeben haben¹.

Die tieferen Schichten werden durch breitere Fibrillenbündel gebildet. Nach außen, gegen die Epidermis zu, nehmen die Bündel an Dicke ab, bis sie beim Übergang in die mittlere Coriumlage ihre größte Feinheit erreichen (Figg. 6, 7).

Die Bündel der tieferen Schichten verlaufen ferner häufig mehr gerade gestreckt, während die mittleren und äußeren sich wellenförmig gegen die Epidermis zu vorwölben, eine Erscheinung, welche ebenfalls von innen nach außen in stärkerem Maße sich geltend macht, jedoch nicht an allen Schnitten in dem Maße bemerkbar ist, wie in Fig. 7. An denjenigen Stellen, welche man als die »Wellenthäler« bezeichnen kann, nähern sich die auf einander folgenden gleichgerichteten Schichten einander, wodurch das Präparat hier dunkler erscheint. Durch diese Annäherung der Schichten mit gleichgerichteten Bündeln werden dann offenbar die senkrecht zu ihnen gerichteten, aber ebenfalls parallel zur Hautoberfläche verlaufenden Bündel, welche in der Figur (7) quer getroffen sind, aus einander gedrängt, so dass also an diesen Annäherungsstellen keine quergetroffenen Bündel wahrzunehmen sind. Dass auch die Bündel der gleichen Schicht aus einander weichen, ohne dass aufsteigende Bündel dies bewirken, kann man schon an Totalpräparaten der inneren Coriumlage feststellen (vgl. Fig. 8).

Wie bei Beschreibung der Flächenpräparate erwähnt wurde (vgl. p. 210), sieht man hier niemals die Bündel frei endigen, sich keilartig zwischen die anderen einschieben, sondern die zertheilten Enden vereinigen sich stets wieder zu neuen Bündeln, so dass die ganzen Bindegewebs-»Bündel« in Wirklichkeit ein Maschenwerk darstellen. Auf

¹ Ich habe mich übrigens davon überzeugt, dass auch beim Frosch und Salamander, sowie anderen darauf untersuchten Amphibien die Verhältnisse die gleichen sind wie beim Axolotl. — Bei dem der Fig. 7 zu Grunde liegenden Präparate sind die Bindegewebsbündel etwas geschrumpft, wodurch jedoch deren Anordnung nur etwas deutlicher erscheint.

Schnitten, welche senkrecht zur Hautoberfläche geführt sind, kann man nun oft, wenngleich meistens auch nicht ganz leicht, feststellen, dass die Bündel nicht bloß in einer Ebene, sondern auch nach anderen Richtungen des Raumes das gleiche Verhalten zeigen; das heißt die einzelnen Schichten entsprechen nicht größeren, aus gleich gerichteten Bündeln bestehenden Lamellen, sondern schon nach relativ kurzem Verlaufe zertheilen sich die Bündel, wie in der zur Hautoberfläche parallelen Richtung so auch in anderen Richtungen, so dass die Bündel auf einander folgender Schichten also auch von innen nach außen sich mit einander maschenartig verbinden. In diesem Sinne ist zweifellos auch die oben beschriebene Annäherung der gleichgerichteten Bündel, unter gleichzeitiger Auseinanderdrängung der senkrecht dazu verlaufenden Bündel, zu verstehen. Wenn man auf Schnitten sieht, dass Bündel anscheinend frei endigen und sich unter Zuspitzung zwischen andere einschieben, so beruht dies offenbar stets nur darauf, dass die Bündel schräg durchschnitten sind, was ja bei ihrer maschenartigen Anordnung leicht genug vorkommen muss.

Das Corium besteht also weder aus in ihrer Verlaufsrichtung alternirenden Lagen von Bündeln, noch aus einander filzartig durchflechtenden Bündeln, wie es für das Corium der Säugethiere und des Menschen vielfach angegeben wird, sondern es hat einen netzartigen oder, noch richtiger gesagt, einen schwammartigen Bau, wobei jedoch die Maschenräume zum Theil durch in anderer Richtung verlaufende Netzbalken durchzogen werden, die aber alle unter einander in Verbindung stehen, und wozu, wie gleich noch zu zeigen sein wird, auch die das Corium senkrecht zu dessen Oberfläche durchsetzenden Bündel beitragen.

Die Bindegewebsbündel des Coriums sind demnach, wie FLEMMING (76, p. 405) für »das gesammte Bindegewebe des Körpers« bemerkt, »als ein kontinuierliches Gerüst aufzufassen« und die Äußerung HYRTL's¹, »man würde wohl nie ermitteln können, wo Anfang und Ende einer einzelnen Bindegewebsfaser im Körper sei«, trifft auch für das Corium des Axolotls zu. Für diese Auffassung des scheinbaren »Lamellenbaues« des Coriums, auf den ich an anderer Stelle noch eingehen werde, spricht, wie ich glaube, auch das Verhalten der Zellen des Bindegewebes. Denn wie ja allgemein angenommen wird, und wie

¹ Ich citire nach FLEMMING (76, p. 405), da ich nicht habe finden können, wo dieser Ausspruch HYRTL's steht.

ich auch für die innere Lage des Coriums des Axolotls unten noch besonders nachweisen werde, bilden auch die Zellen des Bindegewebes, die zwischen die Bindegewebsbündel eingelagert sind, durch ihre Ausläufer ein nach allen Richtungen des Raumes sich erstreckendes Netz- und Maschenwerk.

Es ist nothwendig, erst aus Flächenpräparaten und aus Schnitten, welche parallel mit der einen der beiden Verlaufsrichtungen der »Bündel« geführt sind, eine genügende Vorstellung vom Bau der inneren Coriumlage gewonnen zu haben, um die in beliebiger Richtung geführten Schnitte verstehen zu können. In solchen werden naturgemäß die in verschiedener Richtung ziehenden Bündel einander ziemlich ähnlich erscheinen müssen, da sie alle mehr oder weniger schräg durchschnitten sind. Der Unterschied in der Verlaufsrichtung tritt desshalb hier fast gar nicht hervor, so dass auf solchen Schnitten (Fig. 6) auch bei stärkerer Vergrößerung, eben so wie bei Betrachtung aller Schnitte mit schwacher Vergrößerung (Fig. 4 u. 5), im Wesentlichen bloß der Charakter einer einfachen Schichtung zu Tage kommt. Fig. 6 ist ein Längsschnitt durch die Haut, durchschneidet also alle Bündel schräg, da diese mit der Längsrichtung des Thieres in der Regel einen Winkel von etwa 45° bilden, und er ist daher geeignet, das eben Ausgeführte zu illustriren, besonders wenn man Fig. 7 damit vergleicht.

Aber auch noch in anderer Hinsicht ist ein Vergleich dieser beiden Figuren lehrreich. Zunächst fällt auf, dass der Durchmesser der einzelnen Bündel in Fig. 7 noch etwas geringer ist, als in Fig. 6, obwohl Fig. 6 bei einer Vergrößerung von 415, Fig. 7 bei einer solchen von 1000 gezeichnet wurde. Eine Messung des Durchmessers der Bündel ergab für das der Fig. 6 zu Grunde liegende Präparat ca. 5μ , für das von Fig. 7 ca. $1,7\mu$, Zahlen, welche mit dem aus den Figuren sich ergebenden Verhältnis ziemlich übereinstimmen, da auch unter Berücksichtigung der verschiedenartigen Vergrößerung der Durchmesser der in Fig. 6 gezeichneten Bündel etwas mehr als $2\frac{1}{2}$ mal so groß ist, als derjenige von Fig. 7. Dieser Umstand ist nun in so fern bemerkenswerth, als der in Fig. 7 wiedergegebene Schnitt von einem Thier von 125 mm Länge stammt, der in Fig. 6 dagegen von einem ganz ausgewachsenen Exemplar von 220 mm. Hieraus folgt, dass bei jüngeren Thieren die einzelnen Bündel dünner sind als bei älteren. Für die Frage nach der Entwicklung des Coriums und seiner Elemente ist diese Thatsache, auf welche ich hier nur kurz hindeuten möchte, entschieden von

großem Interesse, denn sie zeigt, dass beim Wachstum des Coriums nicht nur einfach eine Anlagerung neuer Bündel erfolgt, wie dies von manchen Seiten angegeben wird, sondern dass die Bündel selbst an Dicke zunehmen.

Schließlich ist noch hervorzuheben, dass in Fig. 7 die einzelnen Bündel nicht so dicht an einander gelagert sind, als in Fig. 6, sondern durch kleine Zwischenräume von einander getrennt werden. Diese Erscheinung beruht indessen zweifellos auf der verschiedenartigen Technik. Fig. 7 ist nach einem Paraffinschnitt, Fig. 6 nach einem Celloidinschnitt gezeichnet; man dürfte daher wohl nicht fehl gehen, wenn man die erwähnte Thatsache auf eine durch die Paraffineinbettung bedingte Schrumpfung der Bündel zurückführt.

Bei Beschreibung der Schnittbilder habe ich bis jetzt eine Art von Elementen der inneren Coriumlage ganz bei Seite gelassen: nämlich die »aufsteigenden« Bündel. Schon bei der Schilderung der Totalpräparate wurde erwähnt, dass solche im optischen Querschnitt wahrzunehmen sind, an Stellen, welche durch den welligen Verlauf der Bündel freigelassen werden (Fig. 8a). Diese Elemente sind natürlich in den senkrecht zur Haut geführten Schnitten leicht wiederzufinden und in ihrem ganzen Verlauf zu verfolgen, vorausgesetzt natürlich, dass die Schnitte nicht zu dünn sind. Ihre Zahl ist ziemlich beträchtlich; wie aber schon an Totalpräparaten (Fig. 8) zu sehen ist, durchbrechen sie die Innenlage doch meist einzeln oder zu zweien (Fig. 6a). Dem Durchmesser nach entsprechen sie in den inneren Schichten den Bündeln dieser Schichten selbst. An der Grenze gegen das Unterhautbindegewebe (*sc*) ist oft deutlich festzustellen, dass sie aus dieser Lage in die innere Coriumlage (*c_i*) aufsteigen (Fig. 6). Wie oben erwähnt (p. 207) sind am Rumpfe, dicht unter dem Corium, im Unterhautbindegewebe oft große Lymphräume (Fig. 5b) vorhanden. In solchen Fällen befindet sich dann zwischen der Innenlage des Coriums und dem Lymphraume nur eine ganz dünne Lage des lockeren Unterhautbindegewebes, die kaum vom Corium zu unterscheiden ist. Dass sie vorhanden ist, folgt aber schon aus dem Übergang in solche Stellen, wo ein Lymphraum fehlt; denn von hier aus schiebt sich das Unterhautbindegewebe als immer feiner werdende Schicht zwischen Corium und Lymphraum hinein (Fig. 5 *sc*, und rechts davon in der Figur). An solchen Stellen sieht man bei stärkerer Vergrößerung, dass die aufsteigenden Bündel unter ungefähr rechtwinkliger Umbiegung aus dem schmalen Saume des Unterhautbindegewebes in die Innenlage des Coriums eintreten (Fig. 6a). Noch

deutlicher ist der Ursprung der aufsteigenden Bündel aus dem Unterhautbindegewebe an den Orten zu verfolgen, wo sich dieses mit darunter liegenden, mächtiger entwickelten Partien lockeren Bindegewebes verbindet. Dies ist z. B. dort der Fall, wo sich das Unterhautbindegewebe in das oft beträchtlich entwickelte intermuskuläre Bindegewebe oder, wie an der Basis der Flossensäume, in deren lockeres Gallertgewebe fortsetzt. Hier kann man sich oft sehr deutlich davon überzeugen, dass die aufsteigenden Bündel senkrecht aus diesen Schichten herauf in die innere Coriumlage eintreten (Fig. 35 *bb* links). Die an der Basis der Flossensäume in das Corium eintretenden Bündel sind natürlich nichts Anderes, als die schon oben (p. 208) erwähnten, quer durch die Flossensäume hindurchziehenden Bündel oder deren Äste.

Manche senkrechte Bündel durchsetzen die Innenlage des Coriums fast vollständig in unverminderter Dicke, um erst in deren äußeren Schichten sich in mehrere Bündel oder Stränge von mehr fibrillärem Baue aufzulösen. Ein Theil dieser Stränge tritt in die mittlere Coriumlage ein — wir werden ihren weiteren Verlauf später noch zu schildern haben —, ein anderer Theil dagegen biegt bogig um und verbindet sich mit den äußeren, feineren Schichten der Innenlage des Coriums, bezw. mit den die Grenze der inneren und mittleren Lage darstellenden Bündeln, welche im Großen und Ganzen parallel zur Epidermis, doch wellig gegen dieselbe vorgebogen verlaufen (Fig. 6). In der Regel aber geben die aufsteigenden Bündel schon innerhalb der inneren Coriumlage seitliche Stränge ab, welche ziemlich scharf umbiegen und sich mit den parallel zur Epidermis ziehenden Bündeln vereinigen (Fig. 6)¹. In Folge dessen besitzen die aus der inneren in die mittlere Coriumlage und deren gemeinsame Grenzzone austretenden Partien der meisten aufsteigenden Bündel einen geringeren Durchmesser, als sie beim Eintreten aus dem Unterhautbindegewebe in die innere Coriumlage gezeigt hatten. Auch in diesen Fällen gehen dann die nach Abgabe von seitlichen Zweigen übrigbleibenden, die ganze Innenlage des Coriums senkrecht durchsetzenden Stränge theils in die Bündel der Grenzlage zwischen Innen- und Mittellage über, theils setzen sie sich in die aufsteigenden Züge der Mittellage fort, wovon weiter unten noch zu berichten sein wird.

Diese aufsteigenden Bündel wurden merkwürdigerweise bisher nur von HERRICK und COGHILL (98) beobachtet², von diesen Autoren je-

¹ Namentlich bei dem mittleren der drei aufsteigenden Bündel zu sehen.

² RATHKE (47, p. 340) giebt für *Gadus lota* an: »Viele Bündel gingen von dem Unterhautbindegewebe ziemlich gerade zu der Epidermis hin, standen

doch als Nerven gedeutet. Dass es sich wirklich nicht um Nerven handelt, kann für Jeden, der nur einigermaßen in histologischen Dingen bewandert ist, kein Zweifel sein; und ein Blick auf meine Figuren, im Vergleich mit denjenigen der amerikanischen Autoren, dürfte wohl in genügender Weise darthun, dass es nicht notwendig ist, deren Ansicht im Einzelnen zu widerlegen. Man braucht überdies nur einen einzigen Schnitt mit Essigsäure zu behandeln, um durch die Quellbarkeit die bindegewebige Natur der aufsteigenden Bündel mit aller Sicherheit festzustellen.

Es lassen sich außerdem die durch die Innenlage des Coriums aufsteigenden Nerven, die stets aus Bündeln markhaltiger Nervenfasern bestehen, mit Leichtigkeit als solche erkennen und von Bindegewebsbündeln unterscheiden. Die Zahl dieser Nerven ist übrigens bei Weitem geringer, als die Menge der aufsteigenden Bündel, und dürfte wohl ungefähr derjenigen der Gefäße entsprechen, welche die Innenlage des Coriums durchsetzen. Sowohl Nerven wie Blutgefäße treten einfach durch die Innenlage des Coriums hindurch, ohne deren Struktur irgend wie zu verändern (Fig. 5 *bg*).

Von anderen Amphibien, insbesondere auch den Anuren sind schon seit ASCHERSON (40, p. 18) »aufsteigende Faserzüge« bekannt, in welchen die Nerven und Gefäße durch die Innenlage des Coriums aufsteigen. Natürlich hatte man die Natur dieser Bündel, die RATHKE beim Frosch merkwürdigerweise übersah, Anfangs nicht ganz richtig gedeutet. Später war es insbesondere LEYDIG, welcher wiederholt darauf hinwies, dass diese »senkrecht aufsteigenden Züge« aus »weichem lockeren« Bindegewebe bestehen, welche die aus dem gleichen Gewebe bestehende äußere und innere »Grenzschicht« durch die »derben wagerechten Lagen«, den »Stock der Lederhaut« hindurch, mit einander verbinden (76a, p. 222). Der »Stock der Lederhaut« entspricht, nach meiner Bezeichnungsweise, der »inneren Coriumlage«, die »äußere Grenzschicht« der »mittleren Coriumlage«, die »innere Grenzschicht« dem »Unterhautbindegewebe«. Diese aufsteigenden Züge »locke-

säulenartig in mäßig großen Entfernungen von einander, durchsetzten die beschriebenen Schichten, indem sie zwischen die Faserbündel derselben hindurchdrangen, und ließen, wie es mir schien, ihre Fasern dicht unter der Epidermis und den Schuppen pinselförmig aus einander fahren.« Ich vermag nicht zu entscheiden, ob es sich hierbei nicht etwa um aufsteigende Züge »lockeren Bindegewebes« handelt, wie sie namentlich LEYDIG für die meisten Amphibien beschrieb.

ren Bindegewebes« sind nun natürlich mit den von mir beim Axolotl nachgewiesenen »aufsteigenden Bindegewebsbündeln« nicht identisch. Letztere sind, wie ich oben ausführte, einzeln oder zu zweien aufsteigende »Fibrillenbündel« von der gleichen Natur, wie sie die innere Coriumlage auch sonst zusammensetzen und die sich nur durch die Verlaufsrichtung von diesen unterscheiden, während die von LEYDIG angegebenen »Züge« gröberer Art sind und auch Nerven und Gefäße umschließen. Die Nerven und Gefäße durchsetzen beim Axolotl, wie ich schon oben erwähnte, ganz einfach, ohne solche begleitenden Züge, die Innenlage des Coriums. Schließlich aber konnte ich feststellen, dass auch bei jenen Amphibien, bei welchen die »LEYDIG'schen Züge« des aufsteigenden »lockeren« Bindegewebes vorhanden sind, in der inneren Coriumlage (»Stock der Lederhaut«) außerdem die einzeln aufsteigenden Bündel sich vorfinden. Doch muss ich betreffs der Einzelheiten auf meine an anderer Stelle zu gebende Darstellung verweisen.

3. Die mittlere Coriumlage.

Auch die mittlere Coriumlage der Amphibien hat bis jetzt im Allgemeinen ziemlich wenig ausreichende Darstellungen erfahren. Für den Axolotl speziell schreibt PAULICKI nur (85, p. 144): »... das weiche lockere Bindegewebe füllt den Raum zwischen beiden Cutis-lamellen [= äußere und innere Coriumlage], der bald breiter, bald schmaler ist, aus. Es bildet Züge, die in senkrechter Richtung sich von einer Lamelle zur anderen erstrecken. Sowohl die äußere, wie die innere Cutislamelle färben sich intensiv roth durch Pikrokarmine, während das zwischen beiden Lamellen befindliche oft in wellenförmigen Zügen verlaufende Bindegewebe nur eine schwache Färbung seiner Fibrillen zeigt.«

Auf die wechselnde Dicke der mittleren Coriumlage, die PAULICKI ganz richtig erwähnt, habe ich schon oben hingewiesen (p. 200) und auch bemerkt, worauf dieses Schwanken der Maße beruht. Nicht nur verhalten sich verschiedene Stellen des Körpers in dieser Hinsicht verschieden von einander, sondern auch an der gleichen Stelle ist die Dicke eine ungleiche, theils in Folge der Bildung von queren Furchen an der Seite des Rumpfes, theils in Folge von lokalen Verdickungen der Epidermis.

Auch der Bau der mittleren Coriumlage ist kein ganz gleichmäßiger. Ihre tiefere Partie (c_m') ist von der oberflächlicheren oft so merklich verschieden, dass man beide bei schwächerer Ver-

größerung (Fig. 5) recht deutlich von einander unterscheiden kann, besonders, wenn man die äußersten und innersten Lagen vergleicht. Freilich ist es unmöglich, eine scharfe Begrenzung festzustellen; der Übergang ist ein ganz allmählicher. Dabei ist die »tiefere« Lage bald mächtiger, bald schwächer entwickelt und zwar vielfach an dicht neben einander gelegenen Stellen, so dass die Zone, in welcher beide Lagen in einander übergehen, durchaus nicht parallel mit den Grenzen der gesamten Mittellage verläuft.

Der wesentliche Grund für die Möglichkeit, diese beiden Partien in der inneren Coriumlage zu unterscheiden, besteht in der verschiedenartigen Zusammenlagerung und Entwicklung der Bindegewebsbündel. Unmittelbar nach außen von der inneren Coriumlage sind dieselben auch fast eben so dicht zusammengelagert, wie in dieser Lage selbst, und nur in anderer Weise angeordnet (Figg. 4, 6, 10, 18); gegen die Oberfläche des Coriums zu aber nimmt das ganze Bindegewebe einen mehr und mehr lockeren Charakter an. Die einzelnen Bündel entfernen sich weiter von einander, die Zwischenräume zwischen ihnen werden größer; und gleichzeitig verfeinern sich die einzelnen Elemente (Figg. 4, 13 *bb*).

Dass die Bindegewebsbündel der mittleren Coriumlage mit denjenigen der inneren Lage in Verbindung stehen und dass demgemäß der Übergang beider Lagen in einander ein allmählicher ist, wurde schon oben hervorgehoben. Der Übergang in die Mittellage vollzieht sich — abgesehen von der schon erwähnten, zunächst noch geringeren Auflockerung des Gewebes, hauptsächlich dadurch, dass die Verlaufsrichtung der Bindegewebsbündel eine andere wird als in der Innenlage (Fig. 10).

Die parallel zu den Flächen des Coriums ziehenden alternirenden Schichten werden, wie schon früher erwähnt, gegen die Übergangszone zwischen innerer und mittlerer Coriumlage hin feiner und verlaufen nicht mehr so gerade gestreckt, wie die dem Unterhautbindegewebe genäherten Schichten von Bündeln, sondern sind meist wellenförmig gegen die Epidermis zu vorgewölbt (Figg. 6, 18). An diese äußersten feineren Bündel der Innenlage schließen sich nun nach außen hin Bündel an, welche wieder einen größeren Durchmesser aufweisen. Diese verlaufen jedoch nicht mehr, wie die der Innenlage, in nur zwei zu einander gekreuzten Richtungen und parallel zur Fläche des Coriums, sondern ihre Anordnung ist eine andere, in dessen keine ganz regellose (Figg. 6, 10). Schon oben war erwähnt worden, dass die durch die Innenlage senkrecht aufsteigenden Bündel

sich an deren äußerer Grenze in der Regel in mehrere strangartige Bündel auflösen. Ein Theil von diesen Bündeln biegt mit rundem Bogen um und schmiegt sich, wenigstens Anfangs, den wellig vorgewölbten Bündeln der Innenlage an. Da nun aber dieses Umbiegen nicht nur in den beiden Richtungen der gekreuzten Bündel der Innenlage erfolgt, so erhält man auf senkrecht durch die Haut geführten Schnitten sehr verschiedenartige, natürlich meist schräge Schnitte durch die sich umbiegenden Bündel (Figg. 6, 10). Ein anderer, und zwar der größere Theil der senkrecht durch die Innenlage aufsteigenden Bündel behält diese Verlaufsrichtung auch in der mittleren Lage des Coriums im Allgemeinen bei. Nur ist die Richtung nicht mehr so gerade gestreckt, sondern es streben die Bündel unter welligem Verlaufe gegen die Oberfläche des Coriums zu (Fig. 10), wie PAULICKI ganz richtig bemerkte. Dabei theilen sie sich anscheinend häufig unter spitzen Winkeln, so dass man auf senkrechten Hautschnitten die Mehrzahl der Bindegewebsbündel der mittleren Coriumlage unter welligem Verlaufe gegen die Epidermis zu aufsteigen sieht. Zwischen diesen aufsteigenden Bündeln trifft man aber, namentlich in der inneren Hälfte der mittleren Coriumlage, noch sehr zahlreiche Bilder von quer und schräg durchschnittenen Bündeln. Sie sind einerseits auf den wellenförmigen Verlauf der aufsteigenden Elemente zurückzuführen; andererseits dürften sie aber ihre Erklärung auch darin finden, dass diese theils selbst von dieser Richtung abweichen, theils von der ursprünglichen Richtung abweichende Seitenzweige abgeben. Es ist natürlich kaum möglich, auf Schnitten den Verlauf einzelner Bündel vollständig genau zu verfolgen, und man kann insbesondere nur in einzelnen Fällen derartige Verzweigungen feststellen. Alles aber, was man auf den Präparaten sieht, spricht dafür, dass es sich auch in der mittleren Coriumlage nicht um isolirte, einander nur durchflechtende Bündel handelt, sondern dass hier gerade so, wie es für die Innenlage wahrscheinlich geworden war, die gesammten Bindegewebsbündel ein zusammenhängendes Netzwerk darstellen (p. 213), dessen einzelne, sehr spitzwinklige Maschen sich vielfach unter einander wirren.

Wie schon oben bemerkt wurde, ist der Durchmesser der Bindegewebsbündel in der mittleren Coriumlage größer als in den nächst benachbarten Schichten der Innenlage (Figg. 6, 10). Dies tritt besonders an den Übergangsstellen der aus letzterer senkrecht aufsteigenden Bündel hervor (Fig. 6), wobei allerdings meistens eine Theilung der Bündel, unter Vermehrung der sie zusammensetzenden Fibrillen

stattfindet. Indessen nicht nur an diesen Stellen, sondern überhaupt in der inneren Partie der Mittellage ist die fibrilläre Struktur der Bindegewebsbündel (auf Schnitten!) viel deutlicher, als es im Allgemeinen in der Innenlage der Fall ist. In letzterer ist diese Struktur meist nur in den dickeren inneren Schichten einigermaßen zu sehen, in der Mittellage dagegen ist sie bei den längsgetroffenen Bündeln durch feine Längslinien, bei den querdurchschnittenen durch eine feine Punktirung recht deutlich erkennbar (Fig. 10). Dieses deutlichere Hervortreten des fibrillären Baues, im Zusammenhang mit dem etwas größeren Durchmesser, scheint mir darauf hinzudeuten, dass der Bau der einzelnen Bündel in der Mittellage des Coriums mehr gelockert ist, als bei den gleichen Elementen der Innenlage.

Aber auch die ganzen Bündel sind, wie schon kurz berührt, nicht so dicht zusammengelagert, als es in der Innenlage der Fall ist. Zwischen den einzelnen Bündeln sind Zwischenräume vorhanden, welche bei Anwendung der meisten Färbemethoden größtentheils hell bleiben. Schon daraus geht hervor, dass diese Räume nicht allein vom Protoplasma der im Bindegewebe enthaltenen Zellen ausgefüllt sein können, welche sich überdies bei stärkerer Färbung des Bindegewebes meist auch ziemlich stark mitfärben. Thatsache ist jedenfalls, dass die Bündel der Mittellage des Coriums schon in den unteren Schichten vielfach durch deutliche Spalten von einander getrennt sind (Fig. 10).

Noch größer werden diese Zwischenräume jedoch in der Regel gegen die Epidermis zu, wodurch eben die schon erwähnte Ausbildung zweier — allerdings in einander übergehender — Zonen in der Mittellage des Coriums bedingt wird. In der äußeren Zone sind diese Zwischenräume schließlich so weit, dass sie einen erheblich größeren Raum einnehmen, als die von ihnen geschiedenen Bündel (Fig. 13)¹. Diese selbst (*bb*) sind dabei im Einzelnen feiner geworden, als in den unteren Schichten, ja erscheinen vielfach als ganz dünne Fäden. Es beruht dies anscheinend auf einer fortgesetzten Theilung der

¹ Sowohl in der äußeren Partie der mittleren Coriumlage wie in den Flossensäumen sind die hellen Zwischenräume zwischen den Bindegewebsbündeln und den verschiedenen Zellen, bezw. deren Ausläufern, durch eine gallertige Masse ausgefüllt. Bei gut konservirten Präparaten färbt sich diese mit basischen blauen Anilinfarben (Dahlia etc.) metachromatisch schwach rosa. Vermuthlich ist sie wohl mucinhaltig. Diese Färbung geht indessen bei der Weiterbehandlung sehr leicht wieder verloren.

Bündel, eine Erscheinung, welche man bis unmittelbar unter die Epidermis, bzw. die ihr angelagerte Außenlage des Coriums (c_a) wahrnehmen kann. Auch in den äußeren Schichten der Mittellage verlaufen die meisten Bündel senkrecht gegen die Epidermis zu gerichtet, natürlich in der Regel ebenfalls unter wellenförmiger Kräuselung, wie es schon in den tieferen Schichten der Fall ist. Daneben findet man aber auch hier wieder mehr schräg gerichtete oder selbst fast parallel zur Epidermis verlaufende Bündel. Die getheilten Enden der aufsteigenden Bündel strahlen gegen die Epidermis hin fächerförmig aus (Fig. 13). Wie sie endigen, vermag ich nicht anzugeben; doch vermthe ich, nach Beobachtungen an anderen Stellen der Axolotlhaut und an der Haut von *Proteus*, dass sie zum Theil in die Außenlage des Coriums umbiegen oder eintreten.

Es ist schon oben darauf hingewiesen worden, dass die in der Regel deutlich ausgebildeten zwei Zonen der Mittellage des Coriums durchaus nicht parallel zur Hautoberfläche in einander übergehen, sondern ganz unregelmäßig (Fig. 5). Man findet Stellen, an denen die gesammte Mittellage den dichteren Bau, wie er in der Regel nur den unteren Schichten zukommt, bis unmittelbar unter die Außenlage hin besitzt; und andererseits sieht man wieder Stellen, wo die Auflockerung der Bündel durch größere Zwischenräume schon unmittelbar über der Innenlage beginnt und dann bis zur Außenlage hin fast ganz gleichmäßig gewahrt bleibt. Letzteres Verhalten fiel mir insbesondere an einem etwa mittelgroßen weißen Axolotl (Albino) auf, von welchem ich einige Schnitte durch die Haut von der Seite des Rumpfes anfertigen konnte; bei diesem Thier schien die gesammte Mittellage des Coriums lockerer gebaut zu sein, als bei den anderen Individuen, die ich untersuchte.

Besonders bemerkenswerth ist das Verhalten der Bindegewebsbündel in der Umgebung der großen sackförmigen Hautdrüsen, indem diese nämlich stets durch senkrecht die Mittellage des Coriums durchsetzende Stränge mit dessen Innenlage verbunden sind. Unter jeder Drüse erhebt sich ein säulenartiger Zug von Bindegewebsbündeln, welche, wie die anderen aufsteigenden Bündel, aus der Innenlage entspringen (Fig. 4 z). Gegen die Drüse (*dr*) zu verbreitern sich diese Stränge und umfassen sie seitlich. In manchen Fällen verlaufen sie wellenförmig gebogen von der Innenlage zu den Drüsen, was aber möglicherweise auf einer Schrumpfung der betreffenden Stellen beruhen könnte. Sehr deutlich treten die säulenartigen Stränge oder Züge natürlich dann hervor,

wenn die mittlere Coriumlage in ihrer Umgebung einen besonders lockeren Bau besitzt. Aus diesem Grunde waren sie z. B. bei dem oben erwähnten albinotischen Axolotl besonders deutlich zu bemerken.

Schon BUGNION hat diese Verhältnisse bei *Proteus* andeutungsweise gesehen (Pl. XV, Fig. 2), erwähnt sie jedoch im Texte seiner Arbeit nicht. Dagegen berichtet PAULICKI für die Haut vom Oberschenkel des Axolotls ganz zutreffend: »An die Drüsen treten gewöhnlich von der unteren Cutislamelle sich nach oben erstreckend bindegewebige Stränge mit Kernen« (p. 158); von dieser Körperstelle wird auch eine, allerdings nicht ganz zutreffende und das Bindegewebe in der üblichen unklaren Weise darstellende Abbildung gegeben.

Die säulenartige Anordnung der Bindegewebsbündel unter den Drüsen scheint mir den Gedanken nahezulegen, dass nicht nur ihr, sondern auch dem, sonst meist senkrecht zur Hautoberfläche gerichteten Verlaufe der Bindegewebsbündel eine mechanische Funktion zukommt; und zwar möchte ich vermuthen, dass sie der gallertigen Grundsubstanz zur Stütze dienen und dass in Folge dieser Anordnung der Lymphflüssigkeit das Eintreten in das Corium gewährleistet wird.

4. Die äußere Coriumlage.

Die äußere Coriumlage ist zuerst von PAULICKI (85, p. 144) als solche richtig erkannt worden; er nannte sie »äußere Cutislamelle« und beschrieb sie als einen »dünnen Saum«, »der der unteren Grenze der Epidermis folgt«. Von anderer Seite wurde sie sowohl beim Axolotl — zuletzt wohl von BRANCA (99, p. 269) —, wie bei anderen Amphibienlarven, als »Basalmembran« bezeichnet¹. Dass es sich nicht um eine solche, sondern um eine besondere Lage des Coriums handelt, geht aus der oben geschilderten, zum Theil auch schon von PAULICKI beobachteten Thatsache hervor (vgl. p. 202), dass die äußere und innere Lage des Coriums an manchen Stellen des Körpers, so namentlich an den Flossensäumen, sich einander nähern und zu einer einheitlichen Lage verschmelzen, die ganz den Charakter gewisser larvaler Stadien des Coriums besitzt. Ich beobachtete außerdem in mehreren Fällen, z. B. in zerrissenen Schnitten, dass sich die Zellen der Epidermis vom Corium losgelöst hatten und dass trotzdem die

¹ In meiner vorläufigen Mittheilung habe ich auch selbst diese falsche Bezeichnung angewandt (91 b, p. 62).

fragliche Lage mit dem Corium fest verbunden geblieben war; dies spricht ebenfalls für ihre Zugehörigkeit zum Corium. Schließlich aber ergeben sich auch aus dem Vergleiche mit anderen Amphibien (*Proteus anguineus*, *Siren lacertina* und *Ichthyophis glutinosa*), so wie aus der Entwicklungsgeschichte der Haut, Gründe dafür, dass man es mit einer besonderen Lage des Coriums und nicht mit einer Basalmembran zu thun hat.

Die Dicke dieser äußeren Lage des Coriums ist selbst bei ausgebildeten Axolotln (220 mm Länge) eine recht geringe; ich bestimmte sie hier auf 4–5 μ , während ich bei jüngeren Thieren (125 und 137 mm) 3 μ maß. Sie folgt als ein ziemlich gleichmäßig dicker Saum (c_a) der basalen Grenze der untersten Epidermiszellen (Figg. 4, 13). Bei jüngeren Thieren sind diese (ep) fast ausnahmslos gegen das Corium zu gerade abgeschnitten; bei größeren Exemplaren jedoch, die eine dickere Außenlage des Coriums (4–5 μ) besitzen, springen die Epidermiszellen mit spitzen dreieckigen Fortsätzen gegen das Corium vor und buchten dadurch auch die Außenlage des Coriums öfter nach innen zu ein. Dies ist jedoch nicht immer der Fall; sondern vielfach sind diese Fortsätze auch einfach in jene eingesenkt, wodurch natürlich Verdünnungen an ihr entstehen müssen: es sind das die Stellen, an welchen die später zu beschreibenden Verbindungen zwischen den Zellen der Epidermis und solchen des Coriums die Außenlage durchbohren (Fig. 32).

Eine Struktur ist in der Außenlage des Coriums auf Schnitten, welche sie senkrecht durchschneiden, nicht wahrzunehmen, wohl aber auf parallel zu ihrer Fläche geführten Schnitten. Es ist jedoch nothwendig, hierzu die Haut von solchen Thieren zu verwenden, bei welchen die Epidermiszellen, nach Maceration in Drittelalkohol, durch Abpinseln entfernt wurden. Wird das Epithel nicht vorher entfernt, so verdeckt es, bei den nothwendigerweise anzuwendenden intensiven Färbungen, die Außenlage des Coriums stets in dem Maße, dass ihr feinerer Bau nicht zu erkennen ist.

Auf derartigen Präparaten, die nach der R. HEIDENHAIN'schen Hämatoxylinmethode in toto gefärbt wurden¹, stellt sich die Außenlage als eine dünne Membran dar, welche zahlreiche feine Durchbrechungen besitzt. Diese besitzen kreisrunde oder ovale Umrisse (Fig. 11) und dienen zweifellos nicht nur zum Durchtritt der unten

¹ In diesem Falle färbt man nach der alten HEIDENHAIN'schen Vorschrift, also: 1% wässrige Hämatoxylinlösung und 1% K_2CrO_4 in Wasser.

zu beschreibenden Verbindungen zwischen Epidermis- und Bindegewebszellen, sondern wohl auch zum Eintritt der letzten Enden der aufsteigenden Bindegewebsbündel der mittleren Coriumlage, welche, wie ich oben vermuthungsweise äußerte, wahrscheinlich in die Außenlage ausstrahlen.

Außer den Durchbrechungen erkennt man in den Flächenschnitten der Außenlage eine kreuzweise Streifung, entsprechend derselben Anordnung der Bindegewebsbündel in der inneren Coriumlage. Es scheint mir zweifellos, dass diese Kreuzstreifung durch zwei, in verschiedener Höhe liegende Schichten von Bindegewebsbündeln erzeugt wird, wovon man sich durch Heben und Senken des Tubus überzeugen kann. Nicht ganz verständlich ist jedoch hierbei die Thatsache, dass die Durchbrechungen der Außenlage runde Umrisse zeigen. Sie können danach nicht einfach nur Lückenräume darstellen, die durch das Auseinanderweichen der einander überkreuzenden Bindegewebsbündel entstehen, wie es bei den entsprechenden, im Flächenpräparat der Innenlage wahrnehmbaren Öffnungen der Fall war (vgl. Fig. 8, p. 210), sondern es scheint, als ob die beiden, einander überkreuzenden Schichten von Bindegewebsbündeln doch irgendwie in einem membranartigen Zusammenhang stünden. Gewisse andere Erfahrungen und Überlegungen lassen es mir nicht unmöglich erscheinen, dass die Außenlage ihrer Entstehung nach ursprünglich eine zusammenhängende Membran darstellt, die erst bei weiterer Entwicklung in die einander überkreuzenden Schichten zerfasert wird. Doch will ich hierauf nicht weiter eingehen; diese Frage, die mit dem Problem der Bindegewebsbildung überhaupt zusammenhängt, ist an dem vorliegenden Objekte allein wohl kaum zu entscheiden und braucht auch aus dem Grunde hier nicht weiter erörtert zu werden, weil sie für die uns hier beschäftigenden Probleme nicht von wesentlicher Bedeutung ist.

Principiell besitzt die Außenlage jedenfalls den gleichen Bau wie die Innenlage, indem auch sie sich überkreuzende Bindegewebsbündel besitzt; nur sind die Verhältnisse viel feiner als bei letzterer.

5. Das Corium der Flossensäume.

Die bisherige Darstellung der Anordnung der Bindegewebsbündel erstreckte sich nur auf diejenigen Partien des Coriums, an welchen dieses aus drei deutlich gesonderten Lagen besteht. Dies ist nun bei größeren Axolotln, wie oben im Abschnitt C (p. 200) ausgeführt wurde, am Rumpfe und am Schwanze im Großen und Ganzen nur nach außen

von der Muskulatur der Fall. An der Basis der Flossensäume dagegen beginnt die ebenfalls schon erwähnte Verdünnung des gesamten Coriums und die Verschmelzung seiner äußeren und inneren Lage, unter mehr oder weniger allmählicher »Verdrängung« der mittleren Lage.

Wie oben ausgeführt wurde, ist die Vereinigung von äußerer und innerer Coriumlage in der Basis der Flossensäume am Rumpfe und am Anfangstheil des Schwanzes eine ziemlich unvermittelte, entsprechend der beträchtlichen Verschiedenheit des Breitendurchmessers des Rumpfes und des Anfangstheiles des Schwanzes, gegenüber dem der Flossensäume.

In dem Theile des Schwanzes jedoch, wo seine seitliche Compression deutlich hervortritt, legen sich die äußere und innere Coriumlage ganz allmählich an einander. Die dadurch gebildete Übergangszone, in welcher sich auch die Hautdrüsen noch auf jüngeren Entwicklungsstadien finden, entspricht ihrem ganzen Baue nach dem Verhalten, welches das Corium jüngerer Thiere, auch am Rumpfe, erkennen lässt (Fig. 34, 35). Die Innenlage des Coriums (c_i) ist dünner, was nicht nur auf einer geringeren Zahl von Schichten der »Bindegewebsbündel« beruht, sondern auch auf einem geringeren Durchmesser der Bündel selbst. Die »aufsteigenden« Bündel (bb), welche die Innenlage theils von innen nach außen durchsetzen, theils in sie umbiegen oder in sie umbiegende Äste abgeben, entspringen aus dem Gallertgewebe des Schwanzflossensaumes (g), das dessen Hauptmasse ausmacht, und lassen sich oft in die den Schwanz quer durchsetzenden Bündel verfolgen (s. oben p. 208). Die mittlere Lage (c_m) ist gegenüber ihrem Verhalten am Rumpfe hauptsächlich dadurch ausgezeichnet, dass sie bei Weitem ärmer an Bindegewebsbündeln (bb) ist, welche deshalb in ihrem Verlaufe hier besonders gut verfolgt werden können. Sie ziehen fast alle senkrecht von innen nach außen, meist unter fast völlig fehlender oder geringerer Schlingelung, als an den früher geschilderten Partien der Haut. Gegen die äußere Coriumlage (c_a) zu, zertheilen sie sich wie am Rumpfe in einzelne Äste, die theils in die Mittellage umbiegen, theils in die Außenlage eindringen.

Die Außenlage (c_a) selbst verhält sich im Wesentlichen gerade so wie am Rumpfe.

Nach der Kante der Flossensäume (Figg. 34 u. 35 $D \leftarrow$) zu wird nun — je nach der betreffenden Stelle, von welcher der Querschnitt angefertigt wurde, mehr oder weniger allmählich — die mittlere Coriumlage immer dünner, bis sie schließlich nur noch als ein ziemlich

feiner, hauptsächlich mit Pigmentzellen¹ erfüllter Spalt zwischen Innen- und Außenlage erscheint und schließlich, indem diese sich an einander legen, vollständig verschwindet. Von diesen Stellen ab besteht dann das Corium bis an die Kante der Flossensäume aus einer einheitlichen Lage (Fig. 33 c), die sich ganz allmählich weiter verdünnt, um an der Kante selbst die geringste Dicke zu erreichen. Seinem feineren Bau nach stimmt das einheitliche Corium der Flossensäume mit dem der Innen- und Außenlage überein. Es besteht aus einander überkreuzenden Bindegewebsbündeln, die namentlich auf Flächenpräparaten, von denen das Epithel nach Maceration durch Drittelalkohol abgepinselt wurde, deutlich erkennbar sind (Fig. 12). Während an der Basis der Flossensäume die Verhältnisse mehr an die innere Coriumlage des Rumpfes erinnern, gleichen sie gegen die Flossenkante zu mehr jenen der Innenlage. Die Bündel sind hier nicht nur feiner, sondern man sieht auch in ähnlicher Weise rundlich begrenzte Durchbrechungen des membranösen Coriums, wie ich es oben für die Außenlage geschildert habe. Ein Vergleich von Fig. 12 mit Fig. 11² zeigt die Übereinstimmung in genügender Weise, so dass ich mich wohl darauf beschränken kann, auf das früher Gesagte (p. 224) zu verweisen.

Die Zahl der Schichten, in welche die Bindegewebsbündel angeordnet sind, zeigt sich auf senkrechten Hautschnitten besser als auf Flächenpräparaten (Figg. 37—47). Ohne genauer darauf einzugehen, da principiell Neues hierüber nicht anzuführen ist, sei nur bemerkt, dass die einzelnen Bündel hier ziemlich fein sind, feiner jedenfalls als am Rumpfe, und dass sie um so feiner werden, je mehr sich das Corium gegen die Kante des Flossensaumes zu verdünnt.

Die queren, die Flossensäume durchziehenden Bindegewebsbündel (Fig. 33bb), die sich gegen das Corium zu in der Regel verästeln, treten in dieses (Figg. 39, 40, 43, 44) ein und können in ihm vielfach deutlich bis zur Epidermis verfolgt werden, wo sie oft stumpf zu endigen scheinen (Fig. 40 bei I). Nicht selten sieht man Äste eines Bündels dicht neben einander in das Corium eintreten (Figg. 39, 43 bb).

¹ Es handelt sich dabei nicht nur um die schwarzen Pigmentzellen, sondern auch um die unten p. 276 zu schildernden Elemente, welche ich für »farblose« Pigmentzellen halte.

² Fig. 12, die mit Fig. 11, der Außenlage vom Corium des Rumpfes, zu vergleichen ist, wurde bei erheblich schwächerer Vergrößerung (415) gezeichnet, als letztere (1000).

b. Die elastischen Fasern.

Obwohl auch aus der älteren Litteratur Angaben über das Vorkommen von elastischen Fasern in der Haut der Amphibien vorliegen, können sie hier doch übergangen werden; sie widersprechen einander vielfach, und überdies werde ich an anderer Stelle darauf zurückkommen. Mit neueren Methoden, welche die elastischen Fasern in schöner und bequemer Weise nachzuweisen gestatten, wurde nur eine kürzlich erschienene Arbeit von TONKOFF (1900) ausgeführt, welche sich mit der Haut »des Frosches« beschäftigt; auch auf sie möchte ich hiermit nur ganz kurz hingewiesen haben¹.

Aus der Haut des Axolotls sind elastische Fasern bisher überhaupt noch nicht beschrieben worden. Ihre Entwicklung ist hier selbst bei dem größten von mir untersuchten Exemplare von 220 mm Länge eine noch recht geringe; fast durchweg handelt es sich um Elemente von ziemlicher Feinheit. Man wird wohl nicht fehl gehen, wenn man diesen Umstand auf den larvalen Charakter des Axolotls zurückführt. Denn wie aus meinen eigenen Untersuchungen an verschiedenen anderen Amphibien — Urodelen und Anuren —, wie aus denen von TONKOFF am »Frosch« hervorgeht, können sie bei erwachsenen Amphibien eine recht bedeutende Entwicklung erreichen.

Die nachfolgenden Angaben beziehen sich ausschließlich auf das Thier von 220 mm Länge. Bei dem von 137 mm sind die elastischen Fasern zwar auch schon vorhanden, aber nur als ganz außerordentlich feine Gebilde, die namentlich auf Schnitten kaum zu sehen sind; bei jüngeren Thieren konnte ich noch keine auffinden. Übrigens möchte ich nicht unterlassen darauf hinzuweisen, dass der Vergleich der beiden Axolotl von 137 und 220 mm dafür spricht, dass die elastischen Fasern während des Wachstums der Thiere an Dicke zunehmen.

1. Das Unterhautbindegewebe.

Im Unterhautbindegewebe sind die elastischen Fasern kräftiger und zahlreicher vorhanden als im Corium und vor Allem an den Grenzflächen gegen die Muskulatur (Fascien) und das Corium, sowie

¹ Meine eigenen Untersuchungen über das Vorkommen von elastischen Fasern in der Haut des Axolotls waren schon Ende 1899 abgeschlossen, sind also natürlich ganz unabhängig von denen TONKOFF's entstanden; auch die an anderer Stelle zu schildernden Befunde an anderen Amphibien waren schon im März 1900 konstatiert worden.

in den Wänden der zahlreichen größeren Lymphräume gut entwickelt. Sie verlaufen meist ziemlich gerade gestreckt oder doch nur schwach gebogen, niemals aber gewellt oder gekräuselt. Die einzelnen Fasern sind bei Betrachtung von Flächenpräparaten¹ (Fig. 15) meist auf ziemlich weite Strecken hin zu verfolgen. Verzweigungen und Anastomosen kommen zweifellos vor; doch sind namentlich letztere bei der Feinheit der meisten Elemente schwierig zu beobachten, vielleicht auch nicht immer vorhanden. Die hierdurch bedingte Bildung von Netzwerken ist principiell die gleiche, wie sie für die Bindegewebsbündel geschildert wurde. Es verbinden sich nämlich auch hier nicht die einzelnen Fasern durch mit ihnen gleich starke Fasern, sondern die Anastomosen werden dadurch hergestellt, dass die Fasern sich in einzelne Zweige auflösen, welche ihrerseits mit entsprechenden Zweigen anderer aufgelöster Fasern sich verbinden. Im Allgemeinen erhält man den Eindruck, dass die Fasern einander in den verschiedensten Richtungen überkreuzen. Da diese Überkreuzung vielfach unter spitzen Winkeln erfolgt und sich stellenweise zahlreichere Fasern einander nähern, so werden hierdurch öfter etwa rhombische, an elastischen Fasern ärmere Felder gebildet. Auch von den elastischen Fasern des Unterhautbindegewebes treten manche in das Corium ein, in gleicher Weise wie es von den Bindegewebsbündeln beschrieben wurde.

2. Die innere Coriumlage.

Über die allgemeine Vertheilung der elastischen Fasern in der inneren Coriumlage orientiren am besten wieder Totalpräparate, die durch Herauspräpariren mit Pincette und Skalpell hergestellt wurden (Fig. 16). Hat man nur mit Orcein gefärbt, so sind die einander überkreuzenden Bindegewebsbündel bloß andeutungsweise wahrnehmbar und auch die aufsteigenden Bündel bezw. die sie begleitenden Lücken erscheinen als ganz blasse kleine Kreise. In diesen Kreisen sieht man nun vorwiegend die elastischen Fasern der inneren Coriumlage, die fast ausschließlich durch aufsteigende Elemente repräsentirt werden. Zu zweien oder

¹ Zur Herstellung von Flächenpräparaten schabt man entweder das Unterhautbindegewebe mit einem Skalpell von der Innenlage des Coriums ab, oder man präparirt es in Zusammenhang mit dieser heraus; man muss an Präparaten der letzteren Art natürlich die Seite mit dem Unterhautbindegewebe nach oben legen. In sämmtlichen in Betracht kommenden Figuren sind die elastischen Fasern mit rothbrauner Farbe wiedergegeben.

dreien, jedoch gelegentlich bis zu fünfzen zusammengelagert, erscheinen sie im optischen Querschnitte als ziemlich feine Punkte, die sich beim Heben und Senken des Tubus durch die ganze Innenlage hindurch verfolgen lassen. So weit ich nach den mir zur Zeit vorliegenden Präparaten urtheilen kann, verlaufen die elastischen Fasern nicht nur an der Oberfläche der aufsteigenden Bindegewebsbündel, sondern werden von diesen auch mehr oder weniger vollständig umschlossen. Öfter hat man in der Flächenansicht den Eindruck, als ob die optischen Querschnitte der elastischen Fasern reihenweise neben einander geordnet seien.

In Schnitten, welche senkrecht zur Fläche der Haut geführt wurden, sind die Fasern, entsprechend dem Befunde in Totalpräparaten, fast ausschließlich in Begleitung oder innerhalb der aufsteigenden Bindegewebsbündel wahrzunehmen (Figg. 14, 17, 18). Wenn das basale Ende der Fasern im Schnitte getroffen ist, so kann man fast immer feststellen, dass dieselben in Fasern des Unterhautbindegewebes übergehen (Figg. 17, 18). Da diese nun, entsprechend dem Verlauf vieler Bindegewebsbündel (s. oben p. 215), fast stets der Innenlage des Coriums parallel ziehen, so müssen die meisten Fasern bei diesem Übergang aus der einen in die andere Schicht ungefähr rechtwinklig umbiegen, wie es ja auch für die aufsteigenden Bindegewebsbündel die Regel darstellt. Gerade so aber, wie letztere an manchen Stellen, wo das lockere Bindegewebe unter dem Corium reichlicher entwickelt ist, in die lockere Schicht senkrecht weiter hinabsteigen, ist dies an den entsprechenden Stellen auch mit den elastischen Fasern der Fall. In der Regel jedoch biegen die Fasern rechtwinklig um. An günstigen Stellen, die natürlich nur relativ selten sein können, kann man die umbiegenden Fasern noch ziemlich weit im Unterhautbindegewebe verfolgen (Fig. 18). Wie schon aus den Totalpräparaten hervorging, verlaufen die durch die Innenlage des Coriums aufsteigenden elastischen Fasern in der Regel zu mehreren mit einander. Obwohl es anscheinend mitunter vorkommt, dass die zusammen aufsteigenden Fasern aus dem Unterhautbindegewebe aus der gleichen Richtung her eintreten, scheint es doch, nach der Häufigkeit der Schnittbilder zu schließen, eher die Regel darzustellen, dass sie aus verschiedener Richtung herkommen (Fig. 18); dadurch bilden sie dann an der Eintrittsstelle in die Innenlage des Coriums Figuren, welche ungefähr die Form des Durchschnittes eines umgekehrten Trichters besitzen.

Innerhalb der inneren Coriumlage verlaufen die elastischen Fasern, entsprechend ihrem Anschluss an die aufsteigenden Binde-

gewebsbündel, meistens völlig gerade; doch sieht man sie gelegentlich auch etwas gewellte Linien bilden (Fig. 14). Bei manchen sind dichotome Theilungen zu beobachten (Fig. 17), welche jedoch nicht allzu häufig sind und, so viel ich feststellen konnte, immer nur in der Richtung gegen die Epidermis zu erfolgen. Solche Theiläste treten öfter aus den aufsteigenden Bindegewebsbündeln heraus, um die Innenlage des Coriums selbständig zu durchsetzen (Fig. 17) oder, was ich mehrfach sah, in diese umzubiegen (Fig. 18). Letzteres fand sich jedoch immer nur in der äußeren Hälfte der Innenlage des Coriums, etwa von dort ab, wo deren Bündel feiner zu werden beginnen und sich gegen die Mittellage zu bogig vorwölben. Die elastischen Fasern zeigen dann den gleichen bogigen Verlauf. Im Allgemeinen sind diese parallel zur Oberfläche ziehenden Fasern ziemlich selten, wie ja schon aus der Betrachtung der Totalpräparate hervorging. Verbindung mit benachbarten aufsteigenden Fasern konnte ich nicht wahrnehmen. An der Grenze von Innenlage und Mittellage des Coriums treten die aufsteigenden elastischen Fasern in die letztere über (Fig. 17, 18); ihren Verlauf in derselben werden wir sogleich noch weiter zu verfolgen haben.

3. Die mittlere und äußere Coriumlage.

Die elastischen Fasern der mittleren Coriumlage sind größtentheils noch feiner als die der Innenlage und anscheinend auch etwas spärlicher vorhanden, als in letzterer. Am kräftigsten sind sie noch in der inneren Partie, während ich in der äußeren nur ganz dünne, bei intensivster Beleuchtung gerade eben noch wahrnehmbare Fäserchen auffinden konnte, die aber niemals bis zur Außenlage reichten, sondern schon weiter innen unsichtbar wurden.

Ein großer Theil lässt sich bis zur Innenlage und in diese hinein verfolgen. Man kann vielfach deutlich sehen, wie die aufsteigenden Bindegewebsbündel der Innenlage begleitenden elastischen Fasern in die Mittellage übertreten (Fig. 17, 18). Entsprechend der Verzweigung und dem Ausstrahlen der Bündel, das diese hierbei erfahren, strahlen die elastischen Elemente in gleicher Weise aus einander und scheinen sich dabei ebenfalls zu verästeln (Fig. 18). Auch darin äußert sich die Übereinstimmung mit der Verlaufsrichtung der Bindegewebsbündel, dass die elastischen Fasern, wie diese, in der Mittellage öfter als es in der Innenlage der Fall ist, einen wellenförmig gekräuselten Verlauf annehmen. Die größere Mehrzahl der Fasern strebt, von dem Austreten aus der Innenlage an, senkrecht

oder schräg ansteigend gegen die Außenlage zu; doch finden sich auch manche, welche mehr oder weniger von dieser Richtung abweichen, insbesondere in der Grenzzone zwischen innerer und mittlerer Coriumlage, wo einzelne den bogenförmig gegen die Epidermis zu vorgewölbten Bindegewebsbündeln sich anschließen.

Ein besonderes Verhalten zeigen die elastischen Fasern unterhalb der Drüsen, indem sie in den oben beschriebenen säulenartigen Zügen der Bindegewebsbündel, wie diese, stärker entwickelt sind, als in den umgebenden lockerer gebauten Partien (Fig. 14 z). Auch hier sind sie vielfach wellig gekräuselt. In der Regel kann man sie auch noch neben den Drüsen, diese seitlich umgebend, eine Strecke weit verfolgen. Aber weder diese, noch die nicht an Drüsen herantretenden Fasern gelangen, so viel ich sehen konnte, bis zur äußeren Lage des Coriums. Alle werden, indem sie ganz allmählich noch feiner werden, als vorher, schon etwa im äußersten Drittel der Mittellage unsichtbar. Bis zur Außenlage habe ich elastische Fasern niemals verfolgen können und diese selbst dementsprechend auch immer frei davon gefunden.

c. Die Bindegewebszellen.

Auch die zelligen Elemente des Coriums der Amphibien haben bis jetzt nur selten eine genauere Darstellung und Abbildung erfahren. Vor Allem werden sie in den meisten neueren Arbeiten recht stiefmütterlich behandelt; in den speciell mit dem Axolotl sich beschäftigenden bisherigen Untersuchungen sind sie gänzlich vernachlässigt. Und doch bietet auch die Anordnung der Zellen in der Haut mancherlei Bemerkenswerthes dar und vor Allem zeigt eine genauere Untersuchung, welche nicht nur, wie in neueren Arbeiten meist üblich, allein den Kern, sondern auch den Protoplasma-Körper berücksichtigt, dass die Ausdehnung der Zellausläufer eine ganz erheblich größere ist, als man aus den gewöhnlichen Abbildungen entnehmen kann. Man spricht von dem zusammenhängenden Netzwerk, das durch die Zellen des Bindegewebes gebildet werde, als von einer längst erhärteten Thatsache, ohne dass man aber in der Regel sie genauerer Untersuchung würdigt. Ich hielt es daher für geboten, auch dem Studium der Bindegewebszellen, ihrer Verzweigungen und Verbindungen unter einander, erneute Aufmerksamkeit zu schenken, um so mehr, als nach diesen, principiell ja nicht neuen Verhältnissen sich die Zuverlässigkeit meiner Untersuchungsmethoden beurtheilen lässt.

1. Das Unterhautbindegewebe.

Auf die Zellen des Unterhautbindegewebes möchte ich hier nicht genauer eingehen und bloß einige mehr beiläufige Beobachtungen anführen.

An den Stellen, wo das Unterhautbindegewebe reichlicher entwickelt ist und die Bindegewebsbündel dementsprechend in verschiedenen Richtungen verlaufen, sind die Zellen »sternförmig« und reichlich verästelt; wo aber die Bindegewebsbündel regelmäßig, und schräg oder senkrecht zur Verlaufsrichtung der Muskelfasern angeordnet sind (s. oben p. 207), da macht sich dies auch an der Gestalt der Bindegewebszellen geltend (Fig. 19 *bz*). Hier besitzen sie einen schmalen, längsgestreckten Körper, der an einem oder an beiden Enden in meist nur zwei oder drei, nur wenig divergirende, spitz zulaufende Fortsätze ausgezogen ist, die sich dann unter sehr spitzen Winkeln weiter verzweigen, so dass also die Hauptrichtung der Zellausläufer derjenigen der Bindegewebsbündel entspricht.

Bemerkenswerth ist eine Erscheinung, die bei sehr vielen dieser Zellen auftritt: nämlich die Einlagerung kleiner, oft nur aus zwei, drei Körnchen bestehender Pigmenthäufchen (*ph*), welche bald ganz in der Nähe des Kerns, bald etwas weiter davon abliegen. Ich werde hierauf noch weiter unten zurückkommen (vgl. p. 244).

2. Die innere Coriumlage.

Dass die Zellen in der regelmäßig geschichteten Innenlage des Coriums in einer mit dem Verlauf der Bindegewebsbündel übereinstimmenden Weise angeordnet sind, ist natürlich schon lange bekannt. Die Abbildungen von Hautschnitten der Amphibien in den Schriften älterer Autoren erwecken meistens eine annähernd richtige Vorstellung davon, wie diese Zellen sich auf senkrecht zur Oberfläche geführten Schnitten darstellen. Hierbei erscheinen die Zellen in der Regel als etwa spindelförmige Elemente, wie man sich ja früher die Zellen des Bindegewebes überhaupt vielfach vorstellte. Schon EBERTH gab indessen von der Haut des Laubfrosches eine Abbildung, in welcher die »sternförmigen Zellen der Bindesubstanz« (69, Taf. II, Fig. 8 *c*), in der Flächenansicht dargestellt, als mehr platte Zellen erscheinen, deren Fortsätze im Wesentlichen in rechtwinklig einander kreuzenden Richtungen von der centralen plattenartigen Partie des Zellkörpers entspringen. Ferner hat LEYDIG (85, p. 59) für Salamanderlarven die platte Gestalt der Zellen betont,

worauf er später wieder zurückkam (92, p. 450). Für die Haut des erwachsenen Froches zeigte EHRMANN (85, p. 501, Taf. XXIII, Fig. 4'), dass die Innenlage des Coriums (welche er als »gegitterte Lage« bezeichnet) bei Goldbehandlung »dasselbe Bild wie die Cornea giebt«.

Schon früher hatte WALDEYER (75, p. 182), gestützt auf Untersuchungen an Säugethieren, ganz allgemein darauf hingewiesen, dass »die Hornhautzellen im Großen und Ganzen von dem . . . Baue der Sehnen und Bindegewebszellen nicht abweichen«. Es geschah dies zu einer Zeit, als man eben angefangen hatte, zu erkennen, dass die Bindegewebszellen weder »spindelförmige« Elemente, noch einfache Platten sind, sondern einen complicirteren Bau besitzen. WALDEYER bezeichnet sie als »zusammengesetzte Platten«. »Gewöhnlich tritt eine der Platten als die dominirende hervor — wir nennen sie die »Hauptplatte« —; an diese sind stets eine oder mehrere »Nebenplatten«, wie seitlich unter verschiedenem Winkel abgehende Flügel, angesetzt. Die Peripherie der Haupt- so wie der Nebenplatten läuft stets in eine Anzahl feiner fadenförmiger Fortsätze aus« (l. c. p. 185). Diese Beschreibung der sog. fixen Bindegewebs- und Hornhautzellen von Säugethieren trifft im Allgemeinen auch für die Zellen der Innenlage des Coriums beim Axolotl (und den anderen Amphibien!) zu.

Schon mit Essigsäurebehandlung kann man das Wesentliche hiervon feststellen und auch die mit Boraxkarmin und Hämatoxylin-Kaliummonochromat oder Osmium-Holzzessig in toto behandelten Stücke lassen Vieles erkennen; die schönsten Resultate erhält man jedoch bei Behandlung von Paraffinschnitten mit der Dahliamethode (s. oben p. 192).

Gehen wir zunächst von Betrachtung von Schnitten aus, welche senkrecht zur Hautoberfläche geführt sind. Dass man hierbei natürlich auch wieder besonders günstige Bilder enthält, wenn man parallel zu der einen der beiden, einander überkreuzenden Richtungen der Bindegewebsbündel schneidet, dürfte wohl einleuchten. Denn die Zellen erscheinen gewissermaßen als ein Ausguss der zwischen den Bündeln übrig bleibenden Räume, wie das ja seit Langem, namentlich für die Corneazellen, — wenn auch Anfangs mit Widerspruch — festgestellt worden ist.

Betrachtet man derartige Schnitte, die ich als Diagonalschnitte¹ bezeichnen will, mit schwächeren Vergrößerungen, so kommen die zum Theil recht feinen Zellausläufer nicht alle und vollständig zur Anschauung; wohl aber erhält man einen guten Überblick über die

¹ Die Richtungen der Bindegewebsbündel bilden mit der Längsachse des Thieres meist einen Winkel von etwa 45°.

Gesamtvertheilung der Zellen in der Innenlage des Coriums. Es fällt zunächst auf, dass nicht nur da, wo sich unmittelbar unter dem Corium Lymphräume ausdehnen, sondern auch an den Stellen, an welchen das lockere Unterhautbindegewebe besser entwickelt ist, an der Grenze der inneren Coriumlage gegen das Unterhautbindegewebe Zellen vorhanden sind, welche ungefähr das Aussehen von senkrecht durchschnittenen flachen Endothelzellen gewähren (Figg. 22 bei I; 27). Dass es sich in Wirklichkeit nicht um solche handelt, sondern um verzweigte Bindegewebszellen, lehren besonders deutlich Tangentialschnitte (s. später). Auf senkrechten Schnitten kann man öfter sehen, dass sich von der plattenförmigen Basis senkrecht oder schräg aufsteigende Partien erheben, welche in die Innenlage des Coriums eintreten, um sich dort auszubreiten (Fig. 23).

Außer diesen, an der Unterseite der Innenlage des Coriums platt ausgebreiteten Zellen findet sich nun an der gleichen Stelle eine zweite Sorte von Zellen, welche zwar zweifelsohne durch Übergangsformen in die der erstgeschilderten Art überführt, in ihrer typischen Ausbildung jedoch von ihnen deutlich zu unterscheiden ist. Bei jüngeren Thieren (Axolotl von 137 mm) sind sie zahlreicher als die ersteren, während diese wiederum, so viel ich sehe, bei größeren Thieren (Axolotl von 220 mm) an Häufigkeit zurücktreten¹. Diese zweite Sorte von Zellen ist durch einen birnförmigen Körper ausgezeichnet, dessen abgerundetes und dickeres Ende in der Regel zum größten Theil außerhalb der Innenlage des Coriums liegt, also in das Unterhautbindegewebe hinein vorspringt, während der schmälere Theil meist senkrecht oder fast senkrecht in das Corium hineinragt, um sich mit seinen peripheren Partien hier auszubreiten (Figg. 22 bei II; 25, 27). Diese Zellen färben sich mit Dahlia besonders dunkel, bei intensiverer Einwirkung der Farbe leicht sogar so stark, dass das Protoplasma dunkler erscheint, als der Kern. Hierdurch sind sie leicht auch schon mit schwächeren Vergrößerungen zu erkennen.

In guten Tangentialschnitten, welche möglichst genau parallel zur Fläche der Innenlage des Coriums angefertigt sind, kann man diese »subcutanen Zellen« besonders schön an solchen Stellen

¹ Der Axolotl von 220 mm, den ich untersuchen konnte, war, wie schon oben erwähnt, zur feineren Untersuchung der Zellverhältnisse nicht genügend gut konservirt; doch glaube ich, nach der Form der Zellkerne zu schließen, die gleich genauer zu schildernden Zellen auch hier zu finden, wenn auch seltener als die platt der Unterseite des Coriums anliegenden Elemente.

sehen, an welchen nur ihre in das Unterhautbindegewebe vorspringende Partie getroffen ist, während der zugehörige Theil der Innenlage des Coriums weggeschnitten wurde (Figg. 20 *zn*, 21). Hier fällt besonders ihre Zusammenlagerung zu einzelnen Gruppen auf; zwei, drei und mehr, bis zu über zwanzig Zellen sind zu solchen Gruppen vereinigt, die ich als »subcutane Zellennester« (*zn*) bezeichnen möchte. Bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 21) kann man — was schon bei Anwendung schwächerer Objective ziemlich deutlich wird — mit Sicherheit feststellen, dass die einzelnen Zellen in der Flächenansicht durchaus nicht immer runde Umrisse besitzen, sondern sich anscheinend in der Gestalt gegenseitig beeinflussen und demnach unregelmäßig polygonale Formen haben. Doch erscheinen vielfach auch einzelne oder zu zweien zusammenliegende Zellen nicht völlig abgerundet, was aber wohl durch die sie umlagernden Bindegewebsbündel bedingt sein dürfte. Die zu mehreren zusammenliegenden Zellen machen in der Flächenansicht beinahe den Eindruck eines Epithels; doch fehlen vollständig alle Verbindungen der Zellen unter einander (Fig. 21), so weit es sich wenigstens um die in das Unterhautbindegewebe vorspringenden Partien handelt. Die Kerne sind oft unregelmäßig begrenzt und häufig mit ziemlich tiefen Einbuchtungen versehen; ihre Struktur ist feinwabig; Nucleolen sind meistens mehrere, durch den Kern ziemlich gleichmäßig vertheilt, vorhanden.

Auf den senkrecht zur Hautoberfläche geführten Diagonalschnitten, zu welchen wir nunmehr wieder zurückkehren wollen, ist die häufige Vereinigung zu Gruppen natürlich ebenfalls leicht zu konstatiren (Figg. 25 *zn*, 27 *zn*). Man sieht dann ferner, dass die Zellen nicht nur mit den in das Unterhautbindegewebe hineinragenden Partien sich unter einander nicht verbinden, sondern dass auch nach unten, gegen das Unterhautbindegewebe (*sc*), keinerlei Verbindungen mit dessen zelligen Elementen bestehen, dass nach dieser Richtung hin überhaupt keine Fortsätze von den Zellen abgehen. Die in das Unterhautbindegewebe vorspringenden Theile des Zellkörpers sind in der Regel von dünnen Bindegewebsbündeln umspinnen, welche auch zwischen die einzelnen, zu Gruppen vereinigten Zellen eindringen und sie von einander trennen¹.

¹ Auf Schnitten von 15–20 μ , wie sie beim Studium des Coriums vielfach angefertigt werden müssen, da es oft nicht möglich ist, brauchbare dünnere zu erhalten, überlagern sich die Zellen häufig gegenseitig, so dass sie scheinbar dicht an einander liegen (Fig. 25), was aber, nach den Tangentialschnitten zu urtheilen (Fig. 21) nicht der Fall ist.

Der Kern liegt meistens in demjenigen Theil der Zelle, welcher in das Unterhautbindegewebe vorragt, und füllt ihn fast vollständig aus, so dass er in der Regel nur von einem ziemlich schmalen Protoplasamantel umhüllt wird (Figg. 20, 21, 22, 25, 27). Man findet jedoch öfter auch Zellen, bei welchen nicht nur ein geringerer Theil des Körpers in das Unterhautbindegewebe vorspringt, als gewöhnlich, sondern auch der Kern dem entsprechend mehr oder weniger innerhalb des Coriums angetroffen wird (Figg. 22, 27). Sie bilden ein Übergangsstadium zu solchen Zellen, welche ganz oder fast ganz in die innere Coriumlage eingelagert erscheinen und deren länglicher Kern dann diese Lage senkrecht durchschneidet (Fig. 26). Derartige Bilder legen die Vermuthung nahe, dass diese Zellen aktiv in die innere Coriumlage aufsteigen — eine Thatsache, welche für die Frage nach der Entwicklung des Coriums und seiner Elemente von Bedeutung sein dürfte.

Während, wie erwähnt, von dem in das Unterhautbindegewebe vorspringenden Theile der Zellen keine Fortsätze ausgehen, sind solche dagegen an der senkrecht in die Innenlage des Coriums aufsteigenden Partie reichlich entwickelt. Diese Partie ist meistens etwa kegelförmig und bildet mehrere, senkrecht zu ihr stehende, parallel über einander gelegene, sehr stark ausgefrante Platten, welche in senkrechten Hautschnitten natürlich als parallel zur Schichtung der Innenlage des Coriums verlaufende Stränge sich darstellen (Figg. 22, 26, 27), deren wahre Natur jedoch erst aus Tangentialschnitten erschlossen werden kann. Die aufsteigenden Partien der Zellen erscheinen in den senkrechten Hautschnitten gewissermaßen als T-förmige, von mehreren Querbalken durchschnittene Figuren. Dabei ist die Zahl dieser Querbalken bei den verschiedenen Zellen eben so sehr verschieden, als die Länge des in das Corium eindringenden Zellabschnittes variirt. Man findet Zellen, welche nur bis zur Hälfte der Dicke der inneren Coriumlage oder noch weniger weit hinaufreichen (Fig. 22 II), und andererseits wieder solche, die diese Lage fast ganz durchsetzen und erst in deren äußeren Schichten Fortsätze, bezw. plattenförmige Verbreiterungen tragen (Fig. 27 *xn*). Diese Fortsätze sind von gleicher Art wie die übrigen in der Innenlage des Coriums sich ausbreitenden Zellenausläufer, mit denen sie sich zu einem gemeinsamen Netze vereinigen.

Oft kann man deutlich sehen, dass namentlich die in die Innenlage des Coriums weiter hinaufragenden Zellen (Fig. 25 *xn*) mit ihrem aufsteigenden Theile, der sich dann ziemlich beträchtlich verschmälert,

ein aufsteigendes Bindegewebsbündel (*a*) begleiten. Dies ist auch der Fall, wenn mehrere Zellen nesterweise zusammenliegen; ihre Fortsätze konvergiren dann gegen das aufsteigende Bündel zu und folgen dessen Verlauf.

Bisher war nur von solchen Zellen die Rede, welche mit dem größten Theile ihres Körpers außerhalb der Innenlage des Coriums liegen und bloß einen mehr oder weniger großen Theil ihrer Fortsätze in diese eintreten lassen. Es finden sich jedoch auch Zellen, welche ganz in ihr gelegen sind, und zwar in den verschiedensten Schichten (Figg. 7 *bx*, 23, 27). In senkrechten Hautschnitten erscheinen sie im Allgemeinen spindelförmig (Fig. 7 *bx*). Auch von ihnen treten Fortsätze ab, von denen die senkrecht zur Coriumoberfläche verlaufenden sich mit den Zellen oder Ausläufern darüber und darunter liegender Schichten verbinden (Figg. 23, 27). Wenn diese Fortsätze zahlreicher sind, was an manchen Stellen zu beobachten ist, so erscheinen die einzelnen Schichten der Innenlage, welche den alternirenden Schichten der Bindegewebsbündel entsprechen, wie mit ringförmigen Fäden umspannt (Fig. 23), ein Bild, das an die sog. »Spiralfasern« der älteren Histologie erinnert¹.

In Tangentialschnitten (Fig. 24) bieten diese Zellen vollständig das Bild von Corneazellen dar. Der in senkrechten Schnitten spindelförmige, den Kern umgebende Haupttheil erscheint hier als stark ausgefrante Platte, die, bei aller Unregelmäßigkeit des Umrisses, doch gewisse charakteristische Eigenthümlichkeiten aufweist. Denn wenn auch die größeren Fortsätze des Zellkörpers nach den verschiedensten Richtungen hin sich erstrecken, so macht sich doch bei den feineren und feinsten Ausläufern aufs deutlichste eine Beziehung zu dem Verlaufe der Bindegewebsbündel geltend, indem die Ausläufer der Zellen in den hierdurch vorgezeichneten Richtungen ausstrahlen. In Fig. 24 ist dies namentlich bei der mittleren der drei gezeichneten Zellen sehr schön zu sehen. Die feineren Ausläufer sind hier fast alle nach zwei Hauptrichtungen orientirt, welche der Anordnung der einander in schieferm Winkel überkreuzenden Bindegewebsbündel entsprechen.

Schnitte, wie der in Fig. 24 gezeichnete, sind in guter Ausführung und Färbung nicht ganz leicht herzustellen, weil die Innenlage

¹ Vgl. z. B. LEYDIG (57, p. 31, Fig. 14 *B*). Man pflegte diese »Spiralfasern« durch Behandlung mit Essigsäure sichtbar zu machen, wobei natürlich die aufgequollene Substanz der Bindegewebsbündel sich zwischen den einschnürenden ringförmigen Ausläufern der Zellen vorwölbt.

des Coriums bei der Einbettung recht hart wird und daher, trotz ihrer ziemlich geringen Dicke, nicht gestattet, sie sehr fein zu schneiden. Es kommt dazu, dass es nicht möglich ist, mit absoluter Genauigkeit parallel zu den Oberflächen der Innenlage zu schneiden, zumal sich diese bei Paraffineinbettung häufig an den Rändern krümmt. Diese Umstände bedingen einige Eigenthümlichkeiten des in Fig. 24 dargestellten, wie ähnlicher Schnitte. In Folge etwas schräger Schnitt-richtung erhält man nämlich leicht neben den ganz im Corium liegenden Zellen in demselben Schnitte noch Stücke von solchen Zellen zur Ansicht, welche nur mit einem Theile ihres Körpers in die Innenlage des Coriums hineinragen. Ein Stück einer solchen Zelle ist z. B. in Fig. 24 anscheinend die rechts gezeichnete Zelle, welche etwas tiefer gelegen zu denken ist, als die mittlere Zelle. Der, im Vergleich mit den beiden anderen Zellen, etwas rundlichere Umriss des Kerns der rechts gelegenen Zelle deutet wohl schon an, dass es sich offenbar um eine Zelle handelt, wie um die in Fig. 22 bei II dargestellte, welche mit ihrem Kern noch in die innere Coriumlage hineinragt und mit dieser Partie noch in die Schnittebene gefallen ist. Es geht daraus hervor, dass die in den senkrechten Hautschnitten parallel zur Hautfläche gerichteten »T-förmigen« Ausläufer der in die Subcutis hineinragenden Zellen in Wirklichkeit ebenfalls plattenartige Verbreiterungen des senkrecht aufsteigenden Zellkörpers sind, worauf ich schon oben hingewiesen habe. Die Fortsätze dieser Platten verhalten sich in den Flächenschnitten gerade so wie diejenigen der ganz in der Innenlage gelegenen Zellen, d. h. sie folgen gleichfalls den Verlaufsrichtungen der Bindegewebsbündel.

Die zahlreichen Ausläufer aller Zellen und der eben erwähnten Platten der subcutanen Zellen und Zellennester erscheinen nun in den Flächenschnitten in Gestalt eines regelmäßigen Gitterwerkes, dessen Maschen natürlich ebenfalls nach den Verlaufsrichtungen der Bindegewebsbündel orientirt sind. An günstigen Stellen, wie eine solche in Fig. 24 dargestellt ist, gelingt es, die vermittels dieses Gitterwerkes hergestellten Verbindungen benachbarter Zellen zu verfolgen. An seinen Knotenpunkten finden sich stets Protoplasmaansammlungen, welche vielfach zu kleineren ausgefranzten Platten sich verbreitern. An allen derartigen Ansammlungen, wie an den Ansatzstellen aller Fortsätze der Zellen an diese selbst, gehen die feinen geradlinigen Kontouren der Fortsätze mit bogenförmigen Linien in die Umrisse der Protoplasmaansammlungen und der Zellen über. Diese Thatsache scheint

mir aus dem Grunde besonders beachtenswerth zu sein, weil sie, wie ich ganz entschieden betonen möchte, einen Beweis für die Zähflüssigkeit des Protoplasmas der Zellen und ihrer Ausläufer darstellt. Wäre das Protoplasma der Zellen fest, so wären diese bogenförmigen Linien, die so regelmäßig auftreten und dem ganzen Bilde ein höchst charakteristisches Gepräge verleihen, nicht ohne Weiteres verständlich. Auch die kleinen Verdickungen und Protoplasmanhäufungen an allen den Stellen, wo ein Fortsatz sich von einem anderen Ausläufer abzweigt, sprechen hierfür. Man wird durch die ganze Erscheinung aufs lebhafteste an die Bilder erinnert, welche von den reticulären Pseudopodien vieler Rhizopoden bekannt sind und die beim Zusammenfließen oder an den Verzweigungsstellen dieser sicherlich zähflüssigen Gebilde zu beobachten sind. Die Ähnlichkeit mit den Pseudopodien einer *Gromia* z. B. ist eine sehr weitgehende.

Auf senkrechten Hautschnitten wird das Gitterwerk der Zellausläufer natürlich durch mehr oder weniger feine Linien dargestellt. Eine ausreichende Vorstellung davon, wie zahlreich die zwischen den Bindegewebsbündeln verlaufenden Protoplasmafortsätze sind, erhält man, eben so wie bei den Flächenschnitten — eine genügend gute Färbung vorausgesetzt — natürlich nur bei Anwendung sehr starker Vergrößerungen. Die intensive Protoplasmafärbung, welche durch die Dahliamethode erzielt werden kann, erlaubt, mit offener Blende und fast voller Beleuchtung zu arbeiten, wodurch es möglich wird, auch noch sehr feine Ausläufer wahrzunehmen. An guten Stellen ist zu erkennen, dass fast zwischen allen Bindegewebsbündeln Protoplasmaausläufer der Zellen vorhanden sind. Dies geht schon aus den ziemlich gleichmäßigen, ungefähr der Dicke der Bindegewebsbündel entsprechenden Abständen der parallel zur Coriumfläche ziehenden Ausläufer hervor (Figg. 22, 23, 25). Bei schwächerer Vergrößerung (Fig. 27) sind natürlich nur die gröberen derselben sichtbar. Dass ihre Dicke sehr verschieden ist, erhellt auch aus der Betrachtung mit stärkeren Vergrößerungen. Die dickeren Ausläufer, deren Zusammenhang mit dem Körper der Zellen selbst öfter direkt verfolgt werden kann, entsprechen den gröberen, plattenartigen Protoplasmaansammlungen, während die feineren zweifellos mit den, auch in den Flächenschnitten fadenförmig erscheinenden Fortsätzen identisch sind.

Bei Weitem die meisten, in senkrechten Hautschnitten sichtbaren Zellausläufer verlaufen, entsprechend der Anordnung der Bindegewebsbündel, parallel zu den Oberflächen des Coriums, bezw. dessen Innen-

lage. Auf größere Strecken senkrecht aufsteigende Fortsätze werden nur im Anschluss an aufsteigende Bindegewebsbündel angetroffen (Fig. 25) und zwar, wie schon oben erwähnt, in der Regel als Ausläufer von Elementen der »subcutanen Zellennester«. Etwas häufiger sieht man kürzere, die parallel geschichteten Ausläufer verbindende Fortsätze, welche dann anscheinend meist nur zwischen benachbarten oder höchstens durch zwei Bindegewebsbündel von einander getrennten Ausläufern ausgespannt erscheinen (Figg. 23, 25). Außer diesen senkrechten bestehen dann aber noch ganz schräg ansteigende Verbindungen, welche durch spitzwinklige Gabelungen von Ausläufern zu Stande kommen. Sie entsprechen der früher angeführten Thatsache, dass auch die Bindegewebsbündel nicht ganz genau in getrennten parallelen Schichten angeordnet sind, sondern sich unter schrägem Aufsteigen zu einem Maschenwerk vereinigen, das auf den Schnitten den Anschein erweckt, als ob die einzelnen Bündel sich mit spitzen Enden in einander einschöben und einkeilten.

Gegen die mittlere Coriumlage zu wird der Verlauf der Zellfortsätze etwas verändert. So findet man z. B. hier, in Übereinstimmung mit der Anordnung der Bündel, an manchen Stellen die Ausläufer der Zellen in gegen die Epidermis zu vorgewölbten bogigen Zügen verlaufen (Fig. 22, Fig. 27 links). Ferner aber sind in der Grenzregion zwischen innerer und mittlerer Coriumlage häufig relativ zahlreichere Zellen eingelagert, deren flacher Zellkörper dieser Grenzregion parallel sich erstreckt (Fig. 27 links), wie schon aus der Gestalt des Zellkernes auf senkrechten Hautschnitten hervorgeht. Von solchen Zellen treten öfter in senkrechter Richtung nach innen, also gegen das Unterhautbindegewebe zu, ziemlich lange Fortsätze ab, welche mehrere Schichten von Bündeln durchbohren; in der Regel besitzt eine solche Zelle nur wenige, einen oder zwei, derartige Fortsätze.

3. Die mittlere und äußere Coriumlage.

Nach außen von der Grenzzone zwischen innerer und mittlerer Coriumlage wird in letzterer natürlich auch die Anordnung der Bindegewebszellen eine weniger regelmäßige. Im Wesentlichen entspricht sie dem Verlauf der Bindegewebsbündel, wenigstens so weit diese noch dichter zusammenschließen, also vor Allem in der inneren Partie der mittleren Coriumlage. Demgemäß sind auch zahlreiche Ausläufer der Zellen gegen die Außenlage zu gerichtet (Fig. 10 *bx* oben, Fig. 27); viele andere jedoch verlaufen nach den verschiedensten anderen Richtungen, was mit dem welligen Verlauf der aufsteigenden

Bündel und den zahlreich vorhandenen, in anderen Richtungen ziehenden Bündeln oder Zweigen von Bündeln in Übereinstimmung steht. Die Körper der Zellen sind daher auch meist weniger abgeplattet, als es in der Innenlage der Fall ist und auch der Kern ist nicht so abgeflacht. Dies wird insbesondere auf Tangentialschnitten deutlich (Figg. 28, 30). Meist zieht sich der den Kern umschließende Haupttheil der Zelle in mehrere unregelmäßige Fortsätze aus, von welchen die reich verzweigten feineren Ausläufer nach den verschiedensten Richtungen des Raumes hin ausstrahlen (Figg. 28, 30). Diese Fortsätze können die Gestalt ziemlich flacher Platten (Fig. 30 rechts) haben, die jedoch durchaus nicht immer eben, sondern eben so oft gewölbt oder unregelmäßig gekrümmt sind¹. Die Ausläufer, welche von ihnen abgehen, sind meist ziemlich fein, können aber auch in einiger Entfernung von dem Haupttheil der Zelle wieder etwas stärker werden und besitzen namentlich stets an den Stellen, an welchen sie sich gabeln, kleine Protoplasmaansammlungen, wie ich sie ähnlich schon für die Zellen der Innenlage geschildert habe. Auch hier sind diese Anschwellungen, und eben so die Stellen, an welchen Ausläufer vom Zellkörper oder dessen Fortsätzen abtreten, durch bogige Linien begrenzt (Fig. 30), eine Thatsache, welche, wie schon oben bemerkt, für den zähflüssigen — nicht festen — Zustand des Protoplasmas der Bindegewebszellen spricht.

Die feinen Ausläufer der Zellen sind es nun, durch welche ihre Verbindung hergestellt wird; und zwar derart, dass es nicht möglich ist, eine bestimmte Grenze zwischen zwei Zellen oder den Verzweigungsgebieten benachbarter Zellen anzugeben. Da die Verbindung der Bindegewebszellen unter einander mehr als ein feststehendes Axiom betrachtet wird, das in neuerer Zeit kaum noch auf seine Richtigkeit geprüft zu werden pflegt, so dürfte es wohl nicht überflüssig sein, wieder einmal diesen Dingen an einem günstigen Objekte einige Aufmerksamkeit zuzuwenden. So weit man die Thatsache, dass die Zellen des Bindegewebes sich unter einander verbinden, durch Abbildungen zu illustriren versucht, wird meistens der Fehler begangen, dass die zwischen den einzelnen Zellen sich ausspannenden Brücken viel zu grob dargestellt werden; in Wirklichkeit sind es meistens nur sehr feine, durch wiederholte Verzweigung größerer

¹ In den Zeichnungen habe ich derartige complicirtere räumliche Verhältnisse nicht wiedergegeben, da sie in histologischen Figuren nur das Verständnis erschweren, und möglichst solche Stellen der Präparate zur Darstellung gewählt, in welchen die Details möglichst in einer Ebene lagen.

Zellfortsätze zu Stande kommende fadenförmige Ausläufer, welche die Verbindung benachbarter Zellen vermitteln (Fig. 30).

Um derartige Verbindungen nachzuweisen, darf man die Schnitte nicht allzu dünn machen; ich halte es für zweckmäßig, nicht unter 15 oder höchstens 10 μ herabzugehen, ja vielfach ist eine Schnittdicke von 20 μ noch zweckmäßiger. Je dünner die Schnitte, desto geringer sind die Aussichten, die Ausläufer einer Zelle bis zu denen der anderen und zu dieser selbst verfolgen zu können. In Fig. 30 z. B. beträgt der Abstand der einzelnen Zellen von einander, von Kernmitte zu Kernmitte gemessen, 55—60 μ . Es ist daher klar, dass schon bei einer Schnittdicke von 10 oder 5 μ die weitaus größte Zahl der Verbindungen durchschnitten werden muss und dass, selbst bei noch größerer Dicke der Schnitte, die Wahrscheinlichkeit, Zellausläufer von einer zur anderen Zelle verfolgen zu können, keine sehr große ist. Dazu kommt, dass die Gabelung der Zellausläufer meist eine dichotome ist und dass daher die die Verbindung herstellenden Fortsätze in der Regel nicht in gerader Richtung zwischen den Zellen ausgespannt sind, sondern winklig auf einander treffen. Am besten wird dies klar werden, wenn man sich in Fig. 30 durch die beiden links gelegenen Zellen, senkrecht zur Ebene der Zeichnung und ungefähr parallel der Verbindungslinie der Kernmittelpunkte, Schnitte gelegt denkt; man erkennt dann deutlich, dass die in der Figur vorhandenen Verbindungen bei Ausführung der gedachten Schnitte nur bei ziemlich erheblicher Schnittdicke zur Anschauung kommen würden. Daraus aber muss man schließen, dass die Zahl der zwischen den Zellen bestehenden Verbindungen in Wirklichkeit eine erheblich größere ist, als selbst bei relativ dicken Schnitten wahrgenommen werden kann.

Besondere Modifikationen in der Anordnung und Gestalt der Bindegewebszellen der mittleren Coriumlage werden durch die sackförmigen Hautdrüsen bedingt, entsprechend den früher geschilderten besondern Verhältnissen der Bindegewebsbündel (vgl. p. 222). In den säulenförmigen Zügen, in welchen die letzteren von der inneren Coriumlage zu den Drüsen aufsteigen, und in den die Drüsen becherförmig umfassenden Bündeln muss natürlich auch die Gestalt der Zellen eine entsprechende sein.

In den zu den Drüsen aufsteigenden Zügen sind die Zellen langgestreckt; ihre Fortsätze treten nahezu parallel oder unter sehr spitzen Winkeln von den Zellkörpern ab und verlaufen auch weiter-

hin in gleicher Weise (Fig. 27 *z*). In den die Drüsen seitlich umfassenden Bündeln aber wird die Gestalt der Zellen und die Verlaufsrichtung ihrer Ausläufer nicht nur durch die Bündel, sondern auch durch die Form der Drüse beeinflusst. Am schönsten tritt dies auf den parallel zur Oberfläche der Haut geführten Schnitten hervor (Fig. 28). Um alle Drüsen (*dr*) herum sind die Zellen deutlich konzentrisch angeordnet und nur ziemlich selten durchbrechen einzelne Fortsätze die Regelmäßigkeit dieser Anordnung, indem sie nicht wie die meisten unter ganz spitzem, sondern unter nahezu rechtem Winkel vom Körper der Zellen selbst oder von anderen Ausläufern derselben sich abzweigen. Die meisten, den Drüsen unmittelbar angelagerten Zellen erscheinen demnach auf den Flächenschnitten als spindelförmige Elemente, während erst in einigem Abstände von den Drüsen die unregelmäßig nach verschiedenen Richtungen des Raumes sich verzweigenden Bindegewebszellen wieder vorherrschen.

Die konzentrische Anordnung der Bindegewebszellen und ihrer Ausläufer tritt übrigens auch um andere, die mittlere Coriumlage mehr oder weniger senkrecht durchsetzende Elemente, wie z. B. um Nerven u. a., oft deutlich hervor.

In Zellen der mittleren Coriumlage beobachtete ich häufig die gleiche Erscheinung, welche schon oben (p. 233) für Zellen des Unterhautbindegewebes beschrieben wurde: nämlich die Einlagerung kleiner Häufchen von Pigmentkörnchen¹. Drei, vier, bis zu einem Dutzend und mehr feine, runde, braunschwarze Pigmentkörnchen liegen, zu rundlichen Häufchen gruppiert, im Protoplasma der Zellen. Bald finden sie sich in der Nähe des Kernes (Fig. 29 *ph*), ja gelegentlich sogar in flachen Einbuchtungen desselben, bald aber sind sie auch etwas mehr in die zackigen Ausläufer der Zelle hineingerückt. Über die Bedeutung dieser ziemlich häufigen Erscheinung vermag ich nichts auszusagen. Namentlich in solchen Fällen, in welchen die Pigmentansammlungen in der Nähe des Kernes oder gar in dessen Ausbuchtungen angetroffen werden, lag die Vermuthung nahe, sie vielleicht der Einwirkung eines selbst unsichtbaren Mikrocentrums zuzuschreiben, nicht in dem Sinne, dass durch letzteres die Körnchen innerhalb der Zelle selbst gebildet würden, sondern dass die von außen in die Zelle gelangten Körnchen durch die richtende Kraft des Mikrocentrums sich zusammenlagerten. Da ich nun aber einige Male zwei solche Pigmenthäufchen in einer Zelle ge-

¹ Vgl. auch p. 250.

sehen habe, so erscheint mir die soeben geäußerte Vermuthung doch etwas unsicher; ich habe jedoch die Erscheinung nicht intensiv genug studirt, um mir ein abschließendes Urtheil über sie bilden zu können, namentlich auch nicht die Frage nach der Herkunft der Körnchen. Eines möchte ich nicht unterlassen, ausdrücklich hervorzuheben. Da der größte Theil meines Untersuchungsmaterials mit Sublimat konservirt war, musste immerhin eine Verwechslung mit Sublimatniederschlägen in Erwägung gezogen werden. Aber abgesehen davon, dass die genaue mikroskopische Untersuchung die Übereinstimmung der Einlagerungen mit Pigmentkörnchen und die Verschiedenheit von Sublimatniederschlägen ergab, war eine Verwechslung schon aus dem Grunde ausgeschlossen, weil die Pigmenthäufchen auch bei in Alkohol konservirten Thieren aufgefunden werden konnten.

Neuerdings ist von PROWAZEK die gleiche Beobachtung an Bindegewebszellen der Salamanderlarven gemacht worden (01, p. 96). PROWAZEK sagt, dass die Pigmentanhäufung in den Bindegewebszellen — die ich selbst übrigens seit 1897 kenne — »ein Produkt der Zellthätigkeit derselben ist«. Ein Beweis dafür wird indessen nicht beigebracht.

Besonderes Interesse beanspruchen die Verhältnisse der Bindegewebszellen an der Grenze von mittlerer und äußerer Coriumlage und die hiermit in Verbindung stehende Frage nach etwaigen Verbindungen mit den Zellen der Epidermis.

In der äußeren Partie der mittleren Coriumlage verhalten sich die Zellen principiell nicht anders als in der tieferen; nur dass natürlich an den Stellen, wo die Anordnung der Bindegewebsbündel eine mehr lockere ist, die Zellen ihre Fortsätze fast durchweg frei nach allen Richtungen ausstrecken (Fig. 13 *bx*). Dabei ist oft deutlich zu beobachten, dass sie mit feinen Ausläufern an die dünnen, verzweigten Enden der Bindegewebsbündel herantreten und sich unter Bildung kleiner, dreieckiger Protoplasmaansammlungen an sie ansetzen (Fig. 32; an *bb*)¹.

Schon in geringer Entfernung von der äußeren Coriumlage findet man öfter Zellen, deren Haupttheil als eine zu dieser annähernd parallel gerichtete Platte erscheint und deren größere Fortsätze unter Bildung stumpfer Winkel an die Unterseite der äußeren Coriumlage

¹ Vgl. auch die Bindegewebsbündel aus den Flossensäumen; Fig. 41 an den beiden Bündeln *bb*; Fig. 52 bei *bx* an *bb*.

herantreten. Aber auch unmittelbar nach innen von dieser, dicht an sie angelagert, sind zahlreiche Bindegewebszellen vorhanden, deren meiste Fortsätze, wie der Zellkörper selbst, ihr ebenfalls dicht anliegen (Fig. 13 *bz*, rechts). Andere Fortsätze treten indessen auch nach innen in die mittlere Coriumlage hinein, um sich mit den Fortsätzen tiefer liegender Zellen zu verbinden.

Diese Zellen, zusammen mit den von tiefer liegenden Elementen emporsteigenden Fortsätzen, bilden nun unmittelbar nach innen von der äußeren Coriumlage ein Netzwerk, das stellenweise recht dicht sein kann, so dass man auf senkrecht die Haut durchquerenden Schnitten beinahe den Eindruck eines, der äußeren Coriumlage von innen her anliegenden, sehr flachen Epithels erhält (Fig. 13)¹.

Bei Betrachtung günstiger Stellen in tangentialen Schnitten erkennt man dagegen den wahren Sachverhalt (Fig. 31). Im Allgemeinen sind die Fortsätze der Zellen ziemlich breit, namentlich wenn man sie mit denen der tiefer gelegenen Zellen der mittleren Coriumlage vergleicht, und ihre Verbindung wird meist durch relativ ansehnliche Ausläufer hergestellt. Das Netzwerk der Zellen wird also, zum Unterschiede von denjenigen der inneren und mittleren Coriumlagen, durch verhältnismäßig breite Protoplasmapartien gebildet und die dazwischen gelegenen Lücken sind, im Vergleiche zu letzteren, bedeutend weniger umfangreich, als in den anderen Lagen des Coriums. Die Kerne dieser Zellen, welche an manchen Stellen nur von einem außerordentlich dünnen Saum von Protoplasma umgeben sind, besitzen wie diejenigen der anderen Bindegewebszellen des Coriums oft eingebuchtete bis gelappte Umrisse.

Was nun das Verhältniss des eben geschilderten Zellen-netzes zu den Zellen der Epidermis betrifft, so bestehen zwischen den von mir untersuchten Axolotln verschiedener Größe bemerkenswerthe Unterschiede. Bei den jüngeren Thieren von 125 und 137 mm Länge beträgt die Dicke der Außenlage des Coriums am Rumpfe im Allgemeinen ca. 3 μ (vgl. p. 224), an den vorderen, dorsal der Seitenlinie gelegenen Theilen des Rumpfes jedoch 4—5 μ . An allen den Stellen nun, an welchen die Dicke weniger als 4 μ beträgt, ist ein Eintreten von Fortsätzen der unter der äußeren Coriumlage gelegenen Zellen in diese in der Regel nicht zu bemerken, obwohl sie

¹ Eine ähnliche, epithelähnliche Anordnung von Bindegewebszellen unterhalb der Epidermis hat LEYDIG aus der Schwanzflosse von *Triton helveticus* beschrieben (76c, p. 515).

ihr dicht angeschmiegt sind. Auch die Gestalt der Epidermiszellen, welche der Außenlage des Coriums nach außen mit quer abgestutzten, meist geraden basalen Flächen aufsitzen, lässt darauf schließen, dass hier keine, sie durchbohrende Verbindungen zwischen den Epithelzellen der Epidermis und den Bindegewebszellen des Coriums vorhanden sind (Fig. 13). Wohl aber sind solche an jenen Partien der Haut nachzuweisen, an welchen die Dicke der äußeren Coriumlage sich bis zu 4 und 5 μ erhebt. Schon die Basis der Epidermiszellen (*ep*) zeigt hier (Fig. 32) häufig ein anderes Aussehen, indem sie sich mit mehr oder weniger spitz ausgezogenen, in der Regel ungefähr stumpfwinkeligen Fortsätzen in die äußere Coriumlage (*c_a*) einsenken; in ähnlicher Weise, wie früher bei den Bindegewebszellen geschildert wurde, gehen auch hier die Fortsätze durch bogige Linien in die übrigen Kontouren der Zellen über, so dass die ganze Unterseite der Epidermiszellen an den betreffenden Stellen durch flache Bogenlinien begrenzt wird, welche gegen das Corium hin sich öffnen. Die hierdurch gebildeten Vorsprünge der Epidermiszellen nun setzen sich in sehr feine Fädchen fort, welche die Außenlage des Coriums senkrecht durchbohren und sich mit den unter ihr ausgebreiteten Bindegewebszellen (*bx*) verbinden. Auch an den Ansatzstellen der Fädchen an diese erheben sich kleine, von bogigen Linien begrenzte dreieckige Fortsätze. In den feinen Verbindungsfädchen ist eben so wenig, wie an den Epidermis- oder Bindegewebszellen irgend wie eine Stelle aufzufinden, die als Grenze zwischen diesen angesehen werden müsste; es besteht vielmehr eine vollständige Kontinuität. Die Fädchen müssen daher als echte Zellbrücken zwischen den Epithelzellen der Epidermis und den Bindegewebszellen des Coriums angesehen werden.

Die Thatsache, dass diese Zellverbindungen bei dem Axolotl von 137 mm nur an besonderen Stellen des Rumpfes nachgewiesen werden können, an denen die Außenlage eine relativ größere Dicke besitzt, dass sie dagegen an anderen Hautpartien desselben Thieres und bei kleineren Individuen vermisst werden, bedarf besonderer Erörterung. Denn es erhebt sich sofort die Frage, ob sie in letzteren Fällen wirklich fehlen oder ob sie nur wegen allzugroßer Feinheit nicht wahrgenommen werden können. Nach der schon vorhin erwähnten Gestalt der Epidermiszellen scheint mir die erstere Alternative wahrscheinlicher. Ich möchte indessen diese Frage, die noch weitere Probleme in sich schließt, an dieser Stelle zunächst nicht weiter

verfolgen, sondern verschiebe ihre genauere Erörterung auf spätere Abschnitte dieser Untersuchungen.

Die relativ geringe Dicke der Außenlage des Coriums an den Stellen, an welchen die Zellverbindungen sich finden, wie deren große Feinheit erschwert sehr sie nachzuweisen, was überhaupt nur an guten, mit Dahlia gefärbten Schnittpräparaten und bei Anwendung sehr starker Vergrößerungen (ZEISS, Apochrom. 2 mm, Ocular 8 oder 12) möglich ist.

Außerdem aber wird die Beobachtung dadurch außerordentlich mühsam, dass dem Corium, gerade an der Grenzregion zwischen mittlerer und äußerer Coriumlage, noch andere zellige Elemente eingelagert sind, welche von den gewöhnlichen »Bindegewebszellen« (»fixen Bindegewebszellen«) sich unterscheiden und deren Studium an sich kein ganz leichtes ist. Es sind daher auch diese Elemente in den Kreis der Untersuchung zu ziehen, worüber weiter unten zu berichten sein wird (p. 261 ff.).

4. Das Corium der Flossensäume.

Wie an den anderen Stellen des Körpers entspricht natürlich auch an den Flossensäumen die Verbreitung der Bindegewebszellen und ihrer Ausläufer der Anordnung der Bindegewebsbündel, so dass in mancher Hinsicht über die Bindegewebszellen der Flossensäume nichts wesentlich Neues zu bemerken ist. Insbesondere gilt dies für die oben (p. 226) als »Übergangszonen« bezeichneten Regionen, wo die mittlere Coriumlage allmählich dünner wird und die äußere und innere Lage sich mit einander vereinigen. Ein Blick auf Fig. 35 zeigt, dass hier im Allgemeinen die gleichen Verhältnisse sich finden, wie sie soeben für die drei Lagen des Coriums vom Rumpfe geschildert wurden, nur mit dem Unterschiede, der schon bei Beschreibung der Bindegewebsbündel hervorgehoben worden war, dass die innere Coriumlage (c_i) dünner ist als am Rumpfe, und dass die mittlere Lage (c_m) allmählich aufhört. Die der Innenseite der äußeren Coriumlage (c_a) ganz oder mit ihren Ausläufern anliegenden Zellen sind auch hier vorhanden und verbinden sich auch hier, wenigstens bei größeren Thieren, mit den Epidermiszellen durch feine, die äußere Lage des Coriums durchsetzende Ausläufer. Entsprechend diesen Verbindungen sind die Epidermiszellen vielfach in basale Spitzen ausgezogen.

Besonderes Interesse beanspruchen jedoch diejenigen Theile des

Flossensaumes, an welchen das Corium ein noch undifferenziertes ist, d. h. die drei Lagen noch nicht erkennen lässt. Denn hier sind die Verbindungen zwischen Epidermis- und Bindegewebszellen vor Allem und am schönsten zu beobachten. Für die Feststellung dieser Verhältnisse kommen in erster Linie Querschnitte durch die Flossensäume in Betracht, die mit der Dahliamethode gefärbt wurden. Doch wurden auch Flächenpräparate angefertigt, welche für das Studium der dem Corium anliegenden und in ihm sich ausbreitenden Zellen oder Zellenausläufer von Wichtigkeit sind.

Im Allgemeinen ist zu bemerken, dass das einheitliche Corium der Flossensäume auch hinsichtlich der Bindegewebszellen mit der inneren Coriumlage übereinstimmt und dass nur durch die Angrenzung an die Unterseite der Epidermis und durch die Verbindungen der Bindegewebszellen mit den Epithelzellen Besonderheiten bewirkt werden.

Wie an der inneren Coriumlage, wird auch hier die Grenze der Bindegewebsbündel nach innen — also gegen das »Gallertgewebe« der Schwanzflosse (*g*) hin — durch Zellen gebildet, welche zum Theil einen plattenepithelartigen Charakter besitzen (vgl. oben p. 235). Vielfach liegen sie dem Corium fast mit ihrer ganzen Fläche dicht an (Figg. 42 *bx*, 43 *bx* I), und zwar nicht nur mit ihrem den Kern einschließenden Haupttheil, sondern auch mit ihren dünnen, plattenartigen Ausläufern. Aus solchen Stellen, wo die Zellen sehr dicht neben einander liegen, wie z. B. gegen die Kante des Flossensaumes hin (Fig. 37 *bx*), könnte man beinahe vermuthen, dass es sich um wirkliche platte Epithelien handelt. Flächenpräparate jedoch belehren, dass dem nicht so ist. Auf solchen sieht man, dass vom Körper der Zellen breite Fortsätze abgehen (Fig. 36), die sich zunächst wieder derart mit einander vereinigen können, dass der ganze Zellkörper wie eine breite Platte erscheint, die von rundlichen oder ovalen Löchern durchbrochen ist. An der Peripherie der Zellen gehen die breiteren Fortsätze in schmalere über, die dann feine fadenförmige Ausläufer aussenden. Diese feineren Ausläufer liegen aber zum großen Theil, wie auch schon manche der breiten Fortsätze, nicht mehr dem Corium von unten her an, sondern verlaufen schon innerhalb desselben. Man kann sich bei Flächenpräparaten, wie Fig. 36 eines darstellt, hiervon schon durch Heben und Senken des Tubus überzeugen; außerdem aber deutet auch die Erscheinung, dass die feineren Ausläufer bestimmte, einander durchkreuzende Hauptrichtungen bevorzugen, darauf hin, dass diese Ausläufer zwischen die in diesen Richtungen verlaufenden

Bindegewebsbündel eingelagert sind, also schon innerhalb des Coriums liegen. Die Kerne der dem Corium anliegenden Zellen sind natürlich um so stärker abgeplattet, je platter der Körper der Zelle selbst ist (Fig. 43 *bx* I). In der Flächenansicht (Fig. 36) erscheinen sie unregelmäßig ausgebuchtet, ja fast gelappt. Mitunter beobachtete ich auch bei diesen Zellen die oben (p. 233 u. 244) schon für andere Bindegewebszellen beschriebene Pigmenteinlagerung. In Fig. 37 enthält die mittlere der drei dem Corium anliegenden Zellen außer einem aus etwa sieben Körnchen bestehenden Häufchen noch drei isoliert liegende Pigmentkörnchen (*ph*).

Außer den mehr oder weniger stark abgeplatteten Zellen findet man dem Corium noch andere Zellen angelagert, die in der Gestalt und Lage ihres Körpers mit den oben (p. 235) beschriebenen Elementen übereinstimmen, die sich oft gruppenweise zu den »subcutanen Zellennestern« zusammenlagern. Auch hier am Flossensaume ist der Körper derartiger Zellen nicht abgeplattet, sondern ragt mit mehr oder weniger stark gewölbter Oberfläche in das darunter liegende Gewebe, hier also in das Gallertgewebe (*g*) der Schwanzflosse vor (Fig. 38 *bx*; Fig. 44 *bx*; Fig. 52 *b* $\approx$ III). Manche an der Grenze von Corium und Gallertgewebe liegende Zellen stellen Übergangsstadien von solchen, in das letztere vorspringenden Elementen zu abgeflachten Zellen dar (Fig. 52 rechts). Dies gilt insbesondere von denjenigen, welche dem Corium in dessen den Flossenkanten genäherten Partien anliegen (Fig. 37 und 40 *bx*); sie schmiegen sich zwar mit ihrem Körper flach an das Corium an, ragen aber weiter als die anderen abgeflachten Zellen (Fig. 43 *bx* I) in das darunter liegende Gewebe vor und besitzen in unmittelbarer Umgebung des Kerns noch relativ dickere Protoplasmaausläufer als jene.

In das Gallertgewebe (*g*) entsenden die dem Corium platt anliegenden Zellen in der Regel Ausläufer, die sich mit denen der in ersterem liegenden Bindegewebszellen verbinden (Fig. 38 *bx*; Fig. 40 *bx* rechts). Nur die mit stark gewölbter Oberfläche ins Gallertgewebe vorspringenden Zellen entbehren in der Regel solcher nach innen gerichteter Verbindungen (Fig. 44) und bekunden auch dadurch ihre Übereinstimmung mit den Elementen der subcutanen Zellennester, indessen nicht ausnahmslos.

Innerhalb des Coriums sind Zellen und Zellenausläufer in verschiedenem Maße entwickelt, entsprechend der von der Basis der Flossensäume nach deren freien Kanten hin abnehmenden Dicke des Coriums.

Ganze Zellen mit ihrem den Kern umschließenden Haupttheil sind in das Corium nur so weit eingelagert, als es noch eine gewisse Dicke bewahrt. Sobald die Dicke etwa unter 18—15 μ heruntergeht, finden sich, so viel ich sehe, keine ganzen Zellen mehr innerhalb des Coriums. Sie verhalten sich hinsichtlich ihrer Gestalt und Lage, wie insbesondere hinsichtlich ihrer Ausläufer und Verbindung mit anderen Bindegewebszellen gerade so wie die der Innenlage des Coriums im Rumpfe eingelagerten Zellen (Figg. 39 *bz*, 50, 51, 52). Sie sind flache Platten, deren feine Ausläufer, wie alle im Corium verlaufenden Ausläufer von Bindegewebszellen, in ihren Verlaufsrichtungen denjenigen der einander überkreuzenden Bindegewebsbündel entsprechen. Auch ihre Verbindung mit den Fortsätzen der dem Corium innen anliegenden Zellen zu einem Netz- und Maschenwerk gleicht fast vollständig den für die Innenlage des Coriums des Rumpfes beschriebenen Verhältnissen.

Dieses Netz- und Maschenwerk innerhalb des Coriums, das also aus den Ausläufern der dem Corium von innen her anliegenden und der ihm eingelagerten Zellen besteht, ist nun, je nach der Dicke des Coriums, verschieden stark entwickelt. An den dickeren Stellen des Coriums findet man auf den Querschnitten zahlreiche, parallel zur Hautoberfläche ziehende Ausläufer getroffen; je dünner aber das Corium wird, desto geringer wird auch die Anzahl der einzelnen Lagen, die durch sie gebildet werden (Figg. 38—44, 50—52), bis ganz in der Nähe der Flossenkanten gar keine parallel zur Hautoberfläche verlaufende Zellfortsätze mehr im Corium angetroffen werden (Fig. 37).

Natürlich verlaufen auch in der Schwanzflosse die einzelnen Ausläufer nicht ganz genau parallel zu einander, eben so wenig als dies in der Innenlage am Rumpfe der Fall ist. Man trifft auch hier — auf senkrechten Hautschnitten — einzelne Fortsätze, welche sich von dem Haupttheil der Zellen oder von anderen Ausläufern unter spitzen Winkeln abzweigen, um in mehr innen oder mehr außen gelegene Partien des Coriums überzutreten (Fig. 51 *bz* I, an dem nach rechts abgehenden Zellausläufer), ganz entsprechend dem Verlaufe der Bindegewebsbündel.

Besonders aber finden sich Abweichungen von dem parallel zur Hautoberfläche gerichteten Verlaufe an den Stellen, an welchen das Corium dünner geworden ist, und an den äußeren Partien des noch etwas dickeren Coriums. Wie unten noch auszuführen sein wird, ist nämlich die Innenseite der Epidermis nicht durch eine glatte, zur

Hautoberfläche parallele Fläche begrenzt. Die basalen Epidermiszellen springen vielmehr mit großen spitzen Fortsätzen, die durch bogige Linien unter einander verbunden sind, gegen das Corium vor (Figg. 37—44, 50—52); auch senken sich einzelne Zellen etwas tiefer in dieses ein, als die ihnen benachbarten Elemente. Die Grenze zwischen Epidermis und Corium ist in Folge dessen auf Querschnitten keine gerade Linie, sondern besteht aus einzelnen an einander gereihten Bogenlinien; sie ist mehr oder weniger regelmäßig arkadenartig. Dieser Eigenthümlichkeit entspricht auch die Anordnung der Ausläufer der Bindegewebszellen in den der Epidermis unmittelbar anliegenden Partien des Coriums, das die »Arkaden« natürlich ausfüllt. In solchen Partien wiederholen die Zellenausläufer in großen Zügen die bogigen Kontouren der Grenze zwischen Epidermis und Corium, sind also gegen die Epidermis vielfach bogig vorgewölbt (Figg. 41, 43, 44).

Es ist ferner festzustellen, dass die einzelnen Zellenausläufer verschieden dick erscheinen (vgl. z. B. Fig. 44), auch abgesehen von den noch zu erwähnenden kleineren oder größeren Protoplasmaansammlungen, die sich an den Stellen finden, an welchen das Corium senkrecht von innen nach außen durchsetzende Fädchen abzweigen.

Von der Fläche betrachtet sehen die im Corium gelegenen Zellen und Zellenausläufer ähnlich aus, wie die Zellen der Innenlage des Rumpfes mit ihren Fortsätzen, worauf ich schon oben (p. 249) kurz hingedeutet habe, so weit es sich um die Ausläufer der Zellen handelte, welche dem Corium nach innen zu flach anliegen. Wie ich dort schon erwähnte, sind die feineren Ausläufer, die bestimmte regelmäßige Verlaufsrichtungen erkennen lassen, schon innerhalb des Coriums gelegen (Fig. 36). An ihnen tritt die gleiche Eigenthümlichkeit hervor, die schon früher für die Zellen der Innenlage des Coriums erwähnt wurde: dass nämlich die Begrenzungen der Ausläufer ausgerundet sind, und dass an den Stellen, an welchen von feinen, fadenförmigen Ausläufern andere solche Fortsätze sich abzweigen, kleine Protoplasmaansammlungen vorhanden sind, die ebenfalls von bogigen Linien begrenzt werden. In den äußeren Partien des Coriums — so weit es noch eine relativ größere Dicke besitzt — und in dem der Flossenkante sich nähernden dünneren Corium finden sich meist nur noch ziemlich feine fadenförmige Fortsätze (Fig. 45) mit kleinen Protoplasmaansammlungen an den Verzweigungsstellen, während größere, plattenförmige Zellausläufer hier

fehlen. Von diesen Verzweigungsstellen gehen dann in der Regel relativ zahlreichere Fädchen ab. Dabei fällt auf, dass die Anordnung der feinen Protoplasmafäden, wenn auch zwei einander kreuzende Hauptrichtungen vorherrschen, doch nicht ganz so regelmäßig ist, wie in der Innenlage des Rumpfcoriums oder in den tieferen Schichten des Coriums an der Basis der Flossensäume, wo dieses noch eine größere Dicke besitzt und noch ganze Zellen einschließt. Die kleinen Protoplasmaansammlungen, von denen die feinen Fädchen abgehen, haben vielmehr dadurch, dass die letzteren nicht nur nach den beiden einander schneidenden Hauptrichtungen, sondern auch nach anderen Richtungen ausstrahlen, eine mehr oder weniger unregelmäßige Sternform. Dazu kommt, dass die einander durchkreuzenden Hauptrichtungen weniger regelmäßig eingehalten werden, als an der Innenlage des Rumpfes und dass sie mit der Längsachse des Körpers nicht immer den gleichen Winkel bilden, entsprechend den oben geschilderten Verhältnissen der Bindegewebsbündel.

Dass die Zellenausläufer und namentlich auch die kleineren Protoplasmaansammlungen, von denen sie ausgehen, im Großen und Ganzen den zwischen den Bindegewebsbündeln bestehenden Lücken entsprechen, wie sie oben für Flächenpräparate der Bündel geschildert wurden, ist natürlich selbstverständlich.

Es bleibt noch übrig, diejenigen Zellentheile und Zellenausläufer der Flossensäume zu schildern, welche das Corium in der Richtung von innen nach außen durchsetzen. Zu deren Untersuchung sind natürlich am geeignetsten Schnitte, welche die Hautoberfläche senkrecht durchschneiden, und zwar am besten Querschnitte¹. Es sind das diejenigen Schnitte, welchen für die Frage nach dem Bestehen von Verbindungen zwischen Epidermis- und Bindegewebszellen die größte Wichtigkeit zukommt.

Von den bisher geschilderten, im Corium liegenden Zellen und von den, wie diese, im Großen und Ganzen zur Hautoberfläche parallel ziehenden Zellausläufern treten, außer den schon erwähnten, unter spitzen Winkeln nach innen oder außen steigenden Fortsätzen, noch andere Fortsätze oder Zellentheile ab, welche das Corium, wie erwähnt, senkrecht durchsetzen. In erster Linie sind diejenigen zu erwähnen, welche von den kugelig in das Gallertgewebe des Schwanzes vorragenden Zellen abgehen. Sie verhalten sich, wie zu erwarten, im Wesentlichen wie die der Elemente der »subcutanen

¹ Quer in Beziehung zur Längsachse des Thieres.

Zellennester* an der Innenlage des Rumpfes. Auch am Corium der Flossensäume finden sich häufig Zellen, deren Kern, nur von einer dünnen Protoplasmahülle umgeben, außerhalb des Coriums liegt, während die Hauptmasse des Protoplasmas als relativ breiter Fortsatz senkrecht ins Corium emporsteigt (Figg. 38 *bx*, 52 *bx* III). Von diesem Fortsatz gehen dann in der Regel mehrere, zur Hautoberfläche parallel verlaufende Fortsätze ab, die oft ziemlich weit verfolgt werden können, wesshalb auch hier Figuren entstehen, die einem T mit mehrfachen Querbalken gleichen (s. oben p. 237). In manchen Fällen scheint der aufsteigende Fortsatz in der Richtung gegen die Epidermis zu durch derartige Ausläufer wie quer abgeschnitten (Fig. 44), in anderen dagegen entspringen von den der Epidermis zunächst gelegenen Querfortsätzen feine fadenförmige Ausläufer, welche sich mit den spitzen, ins Corium herabreichenden Fortsätzen der Epidermiszellen verbinden (Figg. 38, 41). In der Regel steigt nur ein breiterer Zellfortsatz in das Corium auf, von dem die seitlichen Ausläufer abgehen. Doch beobachtet man auch, dass ein solcher sich innerhalb des Coriums zunächst noch in ebenfalls breitere Äste theilt, von denen, wie auch von dem noch ungetheilten Fortsatz, seitliche Zweige abgehen, die sich dann erst durch feine Fädchen mit den Epidermiszellen verbinden (Fig. 41)¹.

Von besonderem Interesse sind mehrere Beobachtungen, die an einige, schon für die Innenlage des Rumpfeoriums geschilderte Verhältnisse sich anschließen. Ich hatte dort gelegentlich Zellen gefunden, welche zum Theil außerhalb, zum Theil innerhalb des Coriums gelegen waren und deren Kern verschieden weit in das Corium heraufreichte (Figg. 22 und 26). In einem Falle insbesondere nahm der Kern eine Lage ein, die von den innerhalb des Coriums gefundenen Kernen dadurch abwich, dass er, wie natürlich auch der ihn umschließende Protoplasmakörper, senkrecht in das Corium hinaufragte (Fig. 26). Diese Beobachtungen konnte ich am Corium der Schwanzflosse durch die folgenden wesentlich ergänzen. Während in Fig. 52 der Kern der mit ihrem breiten Fortsatz in das Corium eindringenden Zelle (III) sich gegen diesen zu nur etwas zuspitzt, ragt der Kern der in Fig. 38 dargestellten Zelle (*bx*) schon etwas in den entsprechenden Fortsatz hinein. In Fig. 44 dagegen sind neben einander zwei Zellen (*bx*) gelegen, deren Kerne, unter ganz bedeutender Verschmälerung, noch

¹ In Fig. 41 ist der unterhalb des Coriums gelegene, den Kern umschließende Theil der Zelle abgeschnitten zu denken; er lag in einem der darauf folgenden Schnitte.

erheblich weiter in den aufsteigenden Fortsatz sich erstrecken; in der in der Figur rechts gelegenen Zelle dehnt sich der Kern sogar bis zu dem äußersten, der Epidermis am meisten genäherten Ende der Zelle hin aus. Fig. 51 ferner zeigt eine Zelle (*bz* I), deren Kern, eben so wie der ihn mit schmalem Rande umschließende Protoplastkörper, fast vollständig innerhalb des Coriums liegt. In dem gegen die Epidermis gewandten Ende der Zelle, an welchem sich namentlich ein nach rechts gerichteter Fortsatz ansetzt, ist der Kern unter gleichzeitiger geringer Verbreiterung in diesen Fortsatz hinein etwas vorgewölbt. Fig. 42 schließlich zeigt einen Kern, welcher die innere Partie des Coriums senkrecht durchschneidet, nach außen zu aber in den parallel zur Hautoberfläche sich erstreckenden Zellfortsatz umbiegt, so dass er unter rechtem Winkel geknickt erscheint. Diese Zelle durchsetzt also mit ihrer inneren Hälfte das Corium in senkrechter Richtung, während ihre äußere Partie parallel zur Hautoberfläche sich erstreckt. Sie bildet somit einen Übergang zu den vollständig im Corium gelegenen Zellen, welche, abgesehen von den feineren Ausläufern, mit ihrem ganzen Körper parallel zur Hautoberfläche sich ausdehnen.

Alle eben geschilderten Zellen bilden eine kontinuierliche Reihe, welche in ihrer Gesamtheit die schon oben (p. 237) ausgesprochene Vermuthung einer Einwanderung von Bindegewebszellen in das Corium weiter zu stützen scheinen. Da die den Kanten des Flossensaumes genäherten Partien des Coriums — eben so wie das Corium jüngerer Thiere — noch keine ganzen Zellen einschließt, und da das Corium des Flossensaumes von der Kante bis zur Ansatzstelle am Rumpfe auch sonst die in der Entwicklung des Coriums auftretenden Stadien in kontinuierlicher Reihenfolge neben einander darbietet, so liegt es nahe, diese vermuthliche Einwanderung von Zellen in das Corium auch bei dessen Entwicklung im Allgemeinen für wahrscheinlich zu halten. Die geschilderten Beobachtungen sind somit für die Frage nach der Entwicklung des Bindegewebes überhaupt von Wichtigkeit. Ich möchte indessen an dieser Stelle hierauf nur hindeuten und behalte mir vor, an anderem Orte darauf zurückzukommen.

Außer den bisher besprochenen breiteren Fortsätzen, welche sogar den Zellkern mehr oder weniger vollständig einschließen können, treten ferner auch feinere Fortsätze von unten senkrecht in das Corium ein. Die breiteren entspringen, wie schon oben erwähnt, größtentheils von Zellen, welche mit den Elementen der »sub-

cutanen Zellennester« in so fern übereinstimmen, als sie mehr oder weniger weit in das darunter liegende Gewebe, die »Schwanzgallerte« vorspringen. Die feineren Fortsätze jedoch sind — so weit sie schon an der Innenfläche des Coriums entspringen — vor Allem Ausläufer der dem Corium flach anliegenden Zellen. Von deren Protoplasma-körper oder deren Ausläufern steigen sie, meist unter rechtem oder annähernd rechtem Winkel sich abzweigend, in das Corium auf (Figg. 37, 39, 40, 43, 51, 52). Sie beginnen stets mit kleinen dreieckigen Protoplasmaansammlungen, die sich in das Corium hinein zu feinen Fädchen ausziehen. In der Regel wölbt sich das Corium zwischen zwei derartigen Insertionsstellen von Ausläufern nach innen, gegen das Gallertgewebe zu, etwas vor (Figg. 51, 52), so dass man den Eindruck erhält, als ob das Corium durch die feinen Protoplasma-fäden eingeschnürt würde. An denjenigen, dem Corium anliegenden Zellen, welche mehr der Flossenkante genähert sind und die, wie oben schon erwähnt, mehr als gewöhnlich in das Gallertgewebe vorspringen, sich auch durch relativ dickere, dem Corium anliegende Ausläufer auszeichnen, sind die Ansatzstellen der aufsteigenden Fädchen durch größere Protoplasmaansammlungen gekennzeichnet (Figg. 37, 40). Auch treten von diesen Zellen öfter noch verhältnismäßig breitere Zellfortsätze in das Corium ein (Fig. 40), die dann wieder parallel zur Hautoberfläche ziehende Seitenzweige abgeben, wobei sich an den Abzweigungsstellen ebenfalls kleine Plasmaansammlungen finden.

Die aufsteigenden feinen Fädchen verbinden sich zum Theil mit den im Corium enthaltenen, parallel zur Hautoberfläche verlaufenden Zellausläufern, welche entweder von den ganz im Corium liegenden Zellen entspringen (Figg. 39, 51 links) oder von den Fortsätzen der mit ihrem Körper und Kern mehr oder weniger unterhalb des Coriums gelegenen Zellen (Fig. 51 rechts). Die Vereinigung erfolgt immer unter Bildung kleiner Ansammlungen von Protoplasma, die, wie stets, durch bogige Linien in die Fädchen übergehen.

Ein anderer Theil der aufsteigenden Fädchen aber durchsetzt die ganze Dicke des Coriums, ohne sich mit parallel zur Hautoberfläche ziehenden Zellen oder Zellentheilen zu verbinden und vereinigt sich direkt mit den zugespitzten Enden der Epidermiszellen (Figg. 37, 40, 51 bei II). Naturgemäß kann dies nur an solchen Stellen des Coriums der Fall sein, wo dieses eine gewisse Dicke nicht überschreitet. Jedoch finden sich solche, das ganze Corium durchsetzende Fädchen auch an Stellen, wo dieses noch ganze,

parallel zur Hautoberfläche ziehende Zellen einschließt (Fig. 51 II). Indessen werden sie, entsprechend der abnehmenden Dicke des Coriums, gegen die Kanten der Flossensäume hin zahlreicher (Fig. 40) und bilden, in unmittelbarer Nähe der Kante, wo das Corium die geringste Dicke besitzt, überhaupt die einzigen in ihm enthaltenen Zellausläufer, während parallel zu den Coriumgrenzen ziehende Fortsätze hier ganz fehlen (Fig. 37).

Aber nicht nur von den dem Corium anliegenden Zellen und deren Ausläufern gehen senkrecht zur Epidermis aufsteigende Fädchen ab, sondern auch von den meisten, ja man kann wohl sagen, von fast allen innerhalb des Coriums parallel zur Hautoberfläche verlaufenden Zellen oder Zellausläufern (Figg. 38, 39, 40, 41, 42, 43, 50, 51, 52). Sie beginnen ebenfalls stets mit kleinen dreieckigen Plasmaansammlungen und durchsetzen, wie die das ganze Corium durchdringenden Fortsätze, die zwischen ihnen und der Epidermis gelegenen Bindegewebsbündel in gerader Richtung. Nur ganz vereinzelt verlaufen sie ganz leicht bogig (z. B. Fig. 40 links), niemals aber erscheinen sie als wellige oder gekräuselte Linien. An der Epidermis angelangt, gehen sie kontinuierlich in die spitzen Fortsätze über, welche die Zellen der Epidermis in das Corium hinein entsenden und von denen sogleich noch genauer die Rede sein wird. Da die mit den Epidermiszellen sich verbindenden Fortsätze in verschiedener Entfernung von der Epidermis an den Bindegewebszellen oder deren Ausläufern entspringen, so sind sie natürlich von verschiedener Länge. Ganz kurze, die aus den äußersten Partien des Coriums stammen und solche, die von tieferliegenden Zellen sich abzweigen, finden sich in der Regel dicht neben einander (Figg. 38, 41, 51) und oft gehen von den in verschiedener Höhe über einander geschichteten Ausläufern einer und derselben Zelle Verbindungen zur Epidermis (Figg. 38, 41), die dann natürlich sehr verschieden lang sind.

Schon aus solchen Fällen kann man deutlich sehen, dass eine einzige Bindegewebszelle ziemlich viele Verbindungen mit der Epidermis besitzt. In Fig. 39 z. B. entsendet die gezeichnete Zelle mindestens vier Fortsätze zur Epidermis, in Fig. 41 ebenfalls vier, in Fig. 38 sogar sechs. In Fig. 37 und 40 entspringen von jeder Zelle 3—5 Fortsätze. Wenn man berücksichtigt, dass in den, den Zeichnungen zu Grunde liegenden, ungefähr 10—15 μ dicken Schnitten doch nur ein relativ kleiner Theil der Bindegewebszellen und ihrer, nach allen Richtungen des Raumes sich erstreckenden Ausläufer zur

Anschauung kommt, so kann man daraus entnehmen, dass die Zahl der Verbindungen, welche eine Bindegewebszelle mit der Epidermis besitzen kann, eine ziemlich beträchtliche sein muss.

Aus den Zeichnungen geht ferner ohne Weiteres hervor, dass eine Bindegewebszelle wohl in der Regel nicht mit einer einzigen, sondern mit mehreren Epidermiszellen in Verbindung steht. So zeigen die in Figg. 37, 38, 39 und 40 dargestellten Bindegewebszellen stets Verbindungen mit drei bis vier Epidermiszellen. Natürlich ist die Zelle in Wirklichkeit mit mehr Epidermiszellen verbunden, da man sich die durch die Figur dargestellten Verhältnisse eines Schnittes ins Räumliche übertragen denken muss.

Die Epidermis setzt sich an den Flossensäumen, wie am übrigen Körper, aus gewöhnlichen Epithelzellen und aus LEYDIG'schen Zellen (*lx*) zusammen. Letztere sind außerordentlich zahlreich, oft dichtgedrängt, werden gegen die Kanten der Flossen zu aber spärlicher und kleiner, um an der Kante selbst vollständig zu fehlen (Fig. 37). Sie erreichen niemals die Basis der Epidermis; die Grenze gegen das Corium wird vielmehr stets durch gewöhnliche Epithelzellen gebildet. Auch diese nehmen gegen die Flossenkante zu an Größe ab (vgl. z. B. Fig. 51 mit Fig. 37). Unter einander sind sie durch sehr deutliche Intercellularbrücken verbunden, auf welche jedoch, wie auch auf die genauere Struktur der Zellen, hier nicht weiter eingegangen werden soll. Hier interessirt uns nur das Verhalten der basalen Epithelzellen an der Coriumgrenze; es unterscheidet sich von dem der Epidermiszellen des Rumpfes hauptsächlich dadurch, dass die Zellen mit zum Theil recht beträchtlichen Fortsätzen in das Corium sich einsenken (Figg. 37—44, 50—52). Im Allgemeinen erscheinen diese Fortsätze als oft ziemlich spitzwinklige Vorsprünge, deren Begrenzungen durch gegen das Corium hin offene Bogenlinien gebildet werden, so dass die Grenze zwischen Epidermis und Corium in ihrer Gesammtheit einen arkadenartigen Eindruck macht. Im Einzelnen herrscht dabei eine große Mannigfaltigkeit. So ist es durchaus nicht die Regel, dass jede Epidermiszelle nur einen einzigen basalen Fortsatz besitzt. Und wenn nur ein solcher vorhanden ist, kann er sowohl an der Mitte wie den Seitengrenzen genähert von der Basis der Zelle abgehen. In ersterem Falle springt die ganze Zelle mit einem großen dreieckigen Fortsatz in das Corium vor (Figg. 39, 40 bei II, 44 bei I); in letzterem kann sie mitunter wie schräg abgestutzt erscheinen. Meist jedoch ist sie dann an ihrer Basis bogig ausgehöhlt, so dass das Corium sich in sie hinein vorwölbt (Fig. 40 bei III).

Die meisten basalen Epithelzellen indessen dringen mit mehreren Fortsätzen, die durch Bogenlinien mit einander verbunden sind, in das Corium vor. Zwei und drei, nicht selten auch vier (z. B. Fig. 38 rechts) Fortsätze können an einer Zelle vorhanden sein, wobei deren Vertheilung eine sehr mannigfaltige sein kann. Nicht selten stehen zwei dicht bei einander und entsprechen dann auch zwei nahe beisammen entspringenden Verbindungen mit Bindegewebszellen. Besondere Beachtung verdienen solche Fortsätze, wie sie in Fig. 40 (bei I) und Fig. 41 (bei I) abgebildet sind. Es sind größere dreieckige Fortsätze, deren Spitze jedoch durch eine kleine bogige Linie wie abgebrochen erscheint. In der Regel sieht man deutlich, dass an sie von unten her ein das Corium senkrecht durchsetzendes Bindegewebsbündel herantritt (Fig. 40 I *bb*), das durch meist blassgefärbte Linien von den parallel zur Hautoberfläche ziehenden Bindegewebsbündeln sich abhebt. Ob diese blasseren Linien in allen Fällen einer dünnen Protoplasmahülle des Bindegewebsbündels entsprechen, vermag ich nicht bestimmt zu verneinen, halte es aber nicht für wahrscheinlich. In manchen Fällen sieht man jedoch auch von den in Rede stehenden Fortsätzen der Epidermiszellen »Fädchen« in das Corium eindringen, welche sich von den anderen Verbindungsfädchen in der Färbung nicht unterscheiden und auch zweifellos protoplasmatischer Natur sind.

Die Vereinigung der Ausläufer der Bindegewebszellen mit den Epidermiszellen ist eine kontinuierliche; es ist nicht möglich zu sagen, wo die Epidermiszelle anfängt. Denn die dreieckigen Spitzen der letzteren, durch welche sie sich mit den feinen Fädchen der Bindegewebszellen verbinden, gehören zwar zweifellos noch zu ihnen selbst; wo aber in oder an dem Fädchen die Bindegewebszelle endigt, ist nicht möglich festzustellen. Aber auch die ganze Anordnung der Verbindungsfäden macht wahrscheinlich, dass beiderlei Zellen unmittelbar in einander übergehen. Denn wenn man alle zwischen den Bindegewebszellen unter einander und zwischen den Bindegewebs- und Epidermiszellen bestehenden Zusammenhänge betrachtet, erhält man den Eindruck eines zwischen den einzelnen Zellen ausgespannten Maschenwerkes. Aus den kleinen, die Knotenpunkte dieses Maschenwerkes bildenden Protoplasmaansammlungen scheinen die feinen Verbindungsfädchen wie herausgezogen; und diese selbst ziehen, wie schon oben hervorgehoben, stets als gerade Linien sowohl zu anderen solchen Knotenpunkten des Netzes der Bindegewebszellenausläufer, als auch zu den Fortsätzen

der Epidermiszellen. Das scheint mir allein dann möglich zu sein, wenn die feinen Fädchen mit den Epidermiszellen in einer festen Verbindung stehen. Eine solche kann ich mir jedoch nur so vorstellen, dass eine direkte Kontinuität des Protoplasmas besteht, wie sie auch für die Verbindung der Epidermiszellen unter einander gilt. Eine »Kittsubstanz« anzunehmen liegt kein Grund vor, zumal keine Beobachtung auf eine solche hindeutet. Denn, wie schon oben betont, zeigt der Übergang der Verbindungsfädchen in die Epidermiszellen durchaus keine Unterbrechung. Ich bin überdies der Ansicht, dass das Bestehen von derartigen »Kittsubstanzen« ein so unwahrscheinliches ist, dass es mir nicht zulässig scheint, eine klare Beobachtung mit Hilfe eines solch unsicheren Begriffes zu erklären zu versuchen, zumal die Thatsache, dass sich Zellen durch unmittelbaren Zusammenhang ihrer Protoplasmakörper verbinden können, zweifellos sichergestellt ist. Denn für die Kontinuität der Bindegewebszellen unter einander steht dies unbedingt fest, wie ja auch durch meine eigenen, oben mitgetheilten Beobachtungen bewiesen wird; und auch für die Verbindung der Epithelzellen unter einander wird das Gleiche wohl von der Mehrzahl der Histologen als zutreffend angenommen¹. Ich halte es desshalb für unberechtigt, an einer direkten, protoplasmatischen Kontinuität zwischen Epidermis- und Bindegewebszellen, wie sie durch die Beobachtung unmittelbar erwiesen wird, auf Grund anderer rein theoretischer und dabei höchst problematischer Vorstellungen, wie es etwa der Begriff »Kittsubstanz« ist, zu zweifeln².

¹ Ich werde auf diesen Punkt in einem späteren Theil dieser »Untersuchungen« zurückkommen.

² Im Anschlusse an einen von mir in der physikalisch-medizinischen Gesellschaft in Würzburg gehaltenen Vortrag (1893) bemerkte Herr v. KÖLLIKER, »dass es bei einer Verbindung verschiedener Elementartheile wesentlich darauf ankomme, ob dieselbe durch Kontiguität oder Kontinuität stattfände, was im einzelnen Falle wohl meist nur sehr schwer sich werde entscheiden lassen«. Ich erwiderte, »dass in den meist recht feinen Verbindungsfädchen eine Grenze niemals wahrgenommen worden sei. Die chemische Verschiedenheit zwischen den verschiedenartigen Zellen, auf die Herr v. KÖLLIKER hinwies, kann in so weit keinen Grund gegen die Möglichkeit einer Verbindung darstellen, als alle Zellen doch ursprünglich aus der gleichen Substanz, dem Protoplasma, bestehen und erst allmählich durch Umbildung derselben verschiedenartige Beschaffenheit annehmen« (SCHUBERG. 93, p. 51). Es kann ferner darauf hingewiesen werden, dass doch auch die Intercellularsubstanzen der verschiedenen Gewebe der Bindegewebssubstanzen, trotz ihrer chemischen Verschiedenheiten, kontinuierlich in einander übergehen können.

d. Die Pigmentzellen.

Obwohl die Pigmentzellen des Coriums zu denjenigen Elementen gehören, deren Studium am leichtesten zu sein scheint, bestehen dennoch sowohl über ihre Natur, wie ihre Herkunft mehrfache Streitfragen, welche eine ziemlich beträchtliche Litteratur erzeugt haben¹. Ich muss gestehen, dass ich in Folge dieses Umstandes etwas widerwillig an ihre Untersuchung herantrat. Dies konnte aber um so weniger unterbleiben, als gerade eine Verbindung von Pigmentzellen des Coriums mit den Zellen des Epidermisepithels sowie ein Eintreten von pigmentirten Zellen zwischen die Epidermiszellen schon mehrfach beschrieben worden war. Die Pigmentzellen breiten sich ferner, wie noch zu erwähnen sein wird, sowohl in, wie unter dem Corium in so dichten Netzen aus, dass, um das Bestehen der oben beschriebenen Zellverbindungen außer Frage zu stellen, das Verhältnis der Pigmentzellen zu Epidermis und Corium nicht unberücksichtigt bleiben konnte.

Für die Pigmentzellen gilt ganz besonders die schon oben beklagte Schwierigkeit der Untersuchung, wie sich aus den nachstehenden Ausführungen ergeben wird.

Leicht festzustellen ist die Vertheilung des schwarzen Pigmentes im Corium; meine Darstellung wird daher in dieser Hinsicht nichts wesentlich Neues bringen.

Schon LEYDIG hat seit langer Zeit und wiederholt darauf hingewiesen, dass es vor Allem die lockeren Schichten des Bindegewebes der Haut sind, in welchen Pigmentzellen angetroffen werden, während der sog. »Grundstock der Lederhaut« (= innere Coriumlage) nach seinen Angaben im Allgemeinen frei davon bleibt (68, p. 30; 76a, p. 179 u. a. a. O.).

Im Rumpfe findet man an der Grenze der inneren Coriumlage und des Unterhautbindegewebes, sowie in letzterem selbst zahlreiche Pigmentzellen, welche sich hauptsächlich parallel zur Körperoberfläche ausbreiten. Insbesondere sind die an der Grenze dieser beiden Schichten liegenden Zellen stark abgeplattet und entsenden ihre Ausläufer fast ausschließlich in der Begrenzungsebene (Figg. 5, 17, 18). Zwischen den regelmäßig geschichteten Bindegewebsbündeln der inneren Coriumlage kommen dagegen im Allgemeinen keine, ihr

¹ Über die Litteratur orientiren vor Allem die Arbeiten von LIST (90), HALPERN (91), SCHWALBE (93), EHLMANN (96) und H. RABL (97); man vergleiche ferner LEYDIG (76b; Anhang und 88).

vollständig angehörende Pigmentzellen vor. Wohl aber sieht man in ihr (c_i) ziemlich häufig senkrecht durch sie hindurchtretende Ausläufer von Pigmentzellen, deren, den Kern einschließender Körper der unteren Partie der mittleren Coriumlage angehört und seiner Hauptausdehnung nach der Hautoberfläche parallel sich erstreckt (Figg. 5 und 17 p). Diese Ausläufer folgen den senkrecht aufsteigenden Bindegewebsbündeln und den sie begleitenden elastischen Fasern der inneren Coriumlage. Es kommt also auch durch die Anordnung der Pigmentzellenausläufer wiederum die Struktur des Coriums (wenigstens theilweise) zum Ausdruck, wie wir das schon für Bindegewebsbündel, elastische Fasern und »fixe« Bindegewebszellen in übereinstimmender Weise kennen gelernt haben.

Das Gleiche gilt für die mittlere Coriumlage, wie ein Blick auf Fig. 5 deutlich zeigen dürfte. In den inneren, dichteren Partien dieser Lage (c_m') dehnen sich die Körper, wie die Ausläufer der Pigmentzellen meistens etwa parallel zur inneren Coriumlage aus, während sie in den äußeren, lockeren Theilen, entsprechend der gegen die Epidermis zu strebenden Richtung der Bindegewebsbündel, mehr diese Richtung bevorzugen (Figg. 4 und 5 p). An der Grenze gegen die äußere Coriumlage schmiegen sich dagegen die Pigmentzellen dieser Lage an, verlaufen also wieder parallel zur Hautoberfläche. Besondere Verhältnisse werden auch in der Anordnung der Pigmentzellen durch die großen Hautdrüsen bedingt, um welche sie sich in der Regel ziemlich deutlich concentrisch anordnen (Fig. 5).

Die Verbreitung der Pigmentzellen in der mittleren Coriumlage ist keine ganz gleichmäßige; am dichtesten finden sie sich unmittelbar unter der äußeren Coriumlage, wo sie, in ihrer Gesammtheit, ein insbesondere bei Flächenansicht deutliches, ziemlich engmaschiges Netzwerk bilden (Figg. 5, 46), wie dies ja schon lange für viele Amphibien bekannt ist. Auch dass die Kapillargefäße des Coriums von dichten Pigmentzellenmassen umspinnen werden, ist schon vielfach beschrieben worden¹.

Die Pigmentirung der Haut ist ferner auch in so fern keine gleichmäßige, als manche Stellen dunkler pigmentirt sind, als andere, wie man aus der Fleckenzeichnung lebender Thiere leicht ersehen kann. Dies beruht anscheinend auf zweierlei Ursachen: einerseits auf einem verschiedengradigen Gehalte der einzelnen Stellen

¹ Vgl. z. B. LEYDIG (73, p. 775), LIST (90, p. 23), welcher die älteren Angaben hierüber zusammenstellte, sowie neuere Autoren.

des Integumentes an Pigmentzellen, andererseits aber auf deren »Kontraktionsfähigkeit«.

Die »Übergangszonen« des Coriums an der Basis der Flossensäume (s. p. 226), in welchen die innere und äußere Coriumlage des Rumpfes sich zu dem einheitlichen Corium der Flossensäume zusammenschließen, weisen keine Besonderheiten auf (Figg. 34, 35); man findet hier auch in der schon bedeutend schmaler gewordenen Mittellage (c_m) noch stets Pigmentzellen oder Ausläufer von solchen (p).

Wohl aber zeigt das Corium der Flossensäume selbst bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten. Mit der Innenlage des Rumpfcoriums, mit dem es ja viele gemeinsame Züge besitzt, stimmt es auch darin überein, dass ihm zahlreiche Pigmentzellen von unten her, also an der Grenze gegen das »Gallertgewebe« der Flossen, anliegen (Fig. 33 p). Während jedoch in der Innenlage des Rumpfcoriums nur senkrecht hindurchtretende Ausläufer von Pigmentzellen angetroffen werden, finden sich im Corium der Flossensäume nicht nur solche, sondern auch zahlreiche, parallel zur Hautoberfläche verlaufende Fortsätze und ganze Pigmentzellen (Figg. 38, 41, 42, 50, 51, 52 p)¹. Diese Fortsätze können, eben so wie die Ausläufer der Bindegewebszellen, in mehreren Schichten über einander gelagert sein (Figg. 38, 50), die durch spitzwinkelig abzweigende Äste mit einander verbunden sein können. Wie bei den Bindegewebszellen kann auch bei den Pigmentzellen der Zellkörper mit dem Zellkern außerhalb des Coriums liegen, so dass nur ein mehr oder weniger großer Theil der Fortsätze sich im Corium ausbreitet. Ein schöner solcher Fall ist in Fig. 50 an einem Querschnitt durch die Schwanzflosse abgebildet. Fig. 53 dagegen zeigt die gleichen Verhältnisse aus einem Flächenpräparat. Dies war so hergestellt worden, dass von einem in Drittel-Alkohol macerirten Stück des Schwanzflossensaumes das Epithel abgepinselt, bezw. abgeschabt, und dann das Corium der einen Fläche der Flosse von dieser abgezogen worden war. Man sieht hier sehr deutlich, wie die zahlreichen Ausläufer und Verzweigungen der Pigmentzelle, genau wie die Bindegewebszellen, die Anordnung der Bindegewebsbündel widerspiegeln, was sich in der Verlaufsrichtung namentlich der feineren Ausläufer zu erkennen giebt. Dass ein Theil der Ausläufer in tieferen Schichten des Coriums sich ausbreitet, habe ich in der Zeichnung durch blässere Ausführung der Körnchen an-

¹ Eine ganz in das Corium eingelagerte Pigmentzelle habe ich nicht abgebildet; doch sind solche sehr zahlreich.

gedeutet. Der Kern dieser Zelle liegt mit einem kleineren Theile des Zellkörpers noch unterhalb des Coriums, was sich im Präparate leicht feststellen ließ und in der Figur auch schon durch die Form und Anordnung der wenigen, vom Zellkörper abgehenden Fortsätze angedeutet wird, welche nicht die innerhalb des Coriums bemerkbare regelmäßige Anordnung erkennen lassen.

Ein Vergleich von Fig. 53 mit Fig. 46 lässt noch deutlicher den Einfluss erkennen, welchen die Einlagerung zwischen die regelmäßig angeordneten Bündel des Coriums auf die Form der Pigmentzellen und die Anordnung ihrer Ausläufer ausübt. Die letztere Figur entstammt einem parallel zur Hautoberfläche geführten Schnitte durch die Haut des Rumpfes und zeigt zwei, der Außenlage des Coriums von innen her anliegende Pigmentzellen. Hier ist in der Anordnung der Ausläufer keinerlei Regelmäßigkeit zu bemerken. Dagegen zeigt sich, eben so wie in Fig. 53 und anderen Abbildungen, dass, wie bei den Bindegewebszellen, an den Verzweigungsstellen kleine Plasmaansammlungen auftreten, die natürlich eben so pigmentreich sind wie die von ihnen abtretenden Ausläufer.

Wie schon SCHWANN für die Pigmentzellen in der Haut der Froschlarven gezeigt hat, können sich die Ausläufer der Pigmentzellen mit einander vereinigen (39, p. 89). Beim Corium des Axolotls ist das fast überall zu konstatiren, am besten jedoch an der Unterseite der Außenlage im Rumpfe und an der Innenseite des Coriums der Flossensäume. Auf Flächenpräparaten kann man hier das netzartige Zusammenfließen der Pigmentzellen oft sehr schön beobachten (Fig. 46). Dass diese Netze mit den tiefer gelegenen Pigmentzellen zusammenhängen können, lässt sich an vielen Orten leicht feststellen (Fig. 5).

Nicht immer jedoch sind die Ausläufer der Pigmentzellen in der Weise ausgedehnt, wie es z. B. Figg. 46 und 53 zeigen. Oft findet man an Stelle der reichlich verzweigten Zellen solche, die einen zusammengeballten Klumpen von Pigment darzustellen scheinen (Fig. 28 p). Diese Thatsache, dass das Pigment in so verschiedener Weise vertheilt sein kann, ist ja schon lange bekannt. Bezüglich ihrer Erklärung stehen sich aber auch in der neueren Litteratur noch immer zwei Auffassungen gegenüber.

Die eine, die früher namentlich von LEYDIG (57, p. 105; 68, p. 32; 88, p. 256 u. a. a. O.) vertreten wurde, führte die Zusammenballung des Pigmentes auf eine amöboide Beweglichkeit und Einziehbarkeit der Zellenausläufer zurück; die andere, die wohl zuerst

von BRÜCKE (52, p. 198) und LISTER (58, p. 627) aufgestellt wurde, nahm dagegen an, dass die Zelle ihre sternförmige Gestalt auch bei der Zusammenballung des Pigments nicht verliere, und dass nur die Pigmentkörnchen in den bestehen bleibenden Fortsätzen gegen den Zellkörper zusammenströmten. In neuerer Zeit scheint die erstere Anschauung ziemlich aufgegeben zu sein (FISCHEL, 96, p. 727), während die letztere von einer Reihe von Autoren verfochten wird, denen es gelang, an mehr oder weniger zusammengezogenen Pigmentzellen pigmentfreie Ausläufer nachzuweisen (SOLGER, 90, p. 26; ZIMMERMANN, 90, p. 406; 93, p. 78; BALLOWITZ, 93a, p. 629; 93b, p. 673; KELLER, 95, p. 144)¹.

Ich selbst habe hierüber nur gelegentliche Beobachtungen angestellt und fühle mich desshalb nicht berechtigt, ein entscheidendes Urtheil abzugeben. Zunächst ist jedenfalls festzustellen, dass das Protoplasma der Pigmentzellen bedeutend schwerer färbbar ist, als das der anderen im Corium vorkommenden Zellen, vor Allem der gewöhnlichen Bindegewebszellen, was auch die eben erwähnten Forscher zum Theil schon hervorhoben. Auch bei Anwendung meiner Dahliafärbung fand ich in Präparaten, welche die feinsten Ausläufer der fixen Bindegewebszellen deutlich gefärbt zeigten, die feinen fadenförmigen oder ganz flach ausgebreiteten Ausläufer der Pigmentzellen nicht violett gefärbt; sie waren nur, oder fast nur durch die Anwesenheit ihrer Pigmentkörner erkennbar. Dickere Ausläufer und mitunter auch der Zellkörper zeigten jedoch zuweilen einen blass-violetten Schimmer. Gelegentlich schienen mir auch einzelne Zellen mit ziemlich stark zusammengeballtem Pigment kurze pigmentfreie Fortsätze zu besitzen. Wohl aber bemerkte ich wiederholt an dickeren Ausläufern von anscheinend rundlichem Querschnitt oder an nahezu vollständig abgerundeten Pigmentzellen eine schwache Violettfärbung. Diese waren in Folge dessen auch deutlich begrenzt und erweckten den Eindruck, dass ihnen Fortsätze wirklich fehlten. Es liegt nahe, anzunehmen, dass die an sich sehr schwache Färbung

¹ Es mag nicht unerwähnt bleiben, dass LEYDIG, noch vor den angeführten Autoren, für verzweigte Pigmentzellen aus der Epidermis von *Pelobates*-Larven an Isolationspräparaten feststellte, dass sich »die Ausläufer noch jenseits des Pigments, sehr zart und blass geworden, bis zu unmessbarer Feinheit fortsetzen« (79, p. 149). Trotzdem hielt er auch später noch an seiner älteren Anschauung fest (88, p. 256). — Einen vermittelnden Standpunkt nimmt BIEDERMANN ein (s. unten p. 266), und eben so FLEMMING, der jedoch der BRÜCKE'schen Anschauung mehr zuzuneigen scheint (97b, p. 373).

bei den flach ausgebreiteten oder fadenförmigen Ausläufern in Folge deren Dünne nicht hervortritt und erst bei einer gewissen Dicke deutlich erkennbar wird.

Vielleicht sind diese Thatsachen, die theils für die LEYDIG'sche, theils für die BRÜCKE'sche Auffassung zu sprechen scheinen, in der Weise mit einander vereinbar, wie es BIEDERMANN schon ausgesprochen hat. BIEDERMANN (92, p. 469) ließ es unentschieden, »ob die Zellfortsätze auch im pigmentfreien Zustande in allen ihren Ramifikationen erhalten bleiben, wie LISTER anzunehmen scheint, oder ob, wie es wahrscheinlicher ist, nur eine ungleich rasche Bewegung verschiedener Theile des Zellplasmas stattfindet, derart, dass es, ähnlich wie bei Plasmodien und gewissen Rhizopoden, zur Sonderung eines leichter beweglichen, flüssigeren ‚Körnerplasmas‘ und eines festeren ‚Hyaloplasmas‘ kommt. Aus diesem letzteren würden dann die pigmentfreien Fortsätze im Wesentlichen bestehen, die aber möglicherweise schließlich auch eingezogen werden«. BIEDERMANN denkt sich also offenbar die Oberfläche der Pigmentzellen und ihrer Ausläufer von einer Art hyalinen Ektoplasma (Hyaloplasma)¹ bedeckt, welches das flüssigere, die Pigmentkörnchen enthaltende Entoplasma einschließt; beim Einziehen der Fortsätze in den Körper der Zelle würde das pigmentfreie Ektoplasma zuletzt eingezogen werden. Es ist nicht zu leugnen, dass durch eine derartige Auffassung sich die verschiedenen Beobachtungen, auch meine eigenen, wohl könnten vereinigen lassen; doch sind weitere Untersuchungen nöthig, um eine sichere Entscheidung herbeizuführen. Die Kerne der Pigmentzellen sind in gefärbten Präparaten deutlich erkennbar (Fig. 46) und zeigen nicht die eigenthümliche Anordnung des Chromatins, welche den Leukocyten zukommt (Figg. 56—59, vgl. p. 296).

Die Pigmentkörnchen haben anscheinend eine ziemlich gleichmäßige Größe, liegen aber nicht überall gleich dicht, meist allerdings nahe zusammengedrängt. Ihre Gestalt ist kugelig, mitunter vielleicht etwas länglich. Niemals aber habe ich gesehen, auch bei engster Zusammenlagerung nicht, dass sie ihre Gestalt gegenseitig beeinflussten, einander abplatteten. Ihre Farbe ist tiefschwarz bis dunkelbraun und kommt bei tiefer und mittlerer Einstellung zur Geltung, während sie bei hoher Einstellung hell, mit einem schwach grünlichen Schimmer, erscheinen. Es ist nothwendig, auf diese ja nicht unbekannten Dinge hinzuweisen, um die Pigmentkörnchen von

¹ Der Ausdruck »Hyaloplasma«, der sonst in der Zellenlehre meist in anderem Sinne gebraucht wird, wirkt hier leicht etwas irreführend.

später zu erwähnenden kleinen luftgefüllten Kügelchen unterscheiden zu können (s. p. 279)¹. Wo größere Brocken oder Ballen von Pigment in den Pigmentzellen des Coriums enthalten zu sein scheinen, lässt sich mit stärkeren Vergrößerungen stets erkennen, dass diese Brocken oder Ballen nur durch sehr enge Zusammenlagerung einzelner Körnergruppen zu Stande kommen.

Von besonderer Wichtigkeit ist, dass es mir niemals möglich war, Verbindungen der Pigmentzellen mit den fixen Bindegewebszellen festzustellen. Diese Thatsache ist von großer Bedeutung für die Beantwortung der Frage nach der Natur der Pigmentzellen, ein Punkt, auf welchen ich weiter unten noch ausführlicher zurückkommen werde. Wohl aber kann man beobachten, dass die Pigmentzellen sich den Verzweigungen der Bindegewebszellen anlagern, vor Allem (Fig. 42 *p*) in den Lymphspalten des geschichteten Coriums der Flossensäume.

Im Corium der Schwanzflossen habe ich, obwohl die Zahl der parallel über einander geschichteten Ausläufer von Bindegewebszellen und Pigmentzellen oft sehr beträchtlich ist, bei sorgfältiger Prüfung dünnerer Schnitte niemals gesehen, dass Ausläufer von Bindegewebszellen in solche von Pigmentzellen übergehen. Nicht selten aber kann man feststellen, dass sich beiderlei Ausläufer eine Strecke weit der Länge nach an einander legen. Besonders lehrreich sind in dieser Hinsicht oft die Fälle, in welchen die unterhalb des Coriums gelegenen Bindegewebszellen senkrecht in dieses eintreten. Wiederholt habe ich konstatiert, wie hierbei die aufsteigende Zelle oder ihr in das Corium eintretender Fortsatz auf eine mehr oder weniger weite Strecke von einem Pigmentzellenausläufer, unter schärfster Abgrenzung, begleitet wird (Figg. 51, 52). Am schönsten zeigt dies Fig. 52, in welcher der die Bindegewebszelle begleitende Pigmentfortsatz bis zu seiner, einer kleinen Kapillare (*bg*) anliegenden Ursprungszelle (*p*) verfolgt werden kann.

Eine derartige dichte Aneinanderlagerung parallel verlaufender Ausläufer von Bindegewebszellen und Pigmentzellen spricht aufs bestimmteste gegen die Möglichkeit einer Verbindung der beiderlei Zellen und gegen die herr-

¹ Auch aus dem Grunde dürfte es nicht überflüssig sein, die Pigmentkörnchen genauer zu beschreiben, weil in manchen, auch neueren Arbeiten, die Pigmentzellen gelegentlich mit ganz ungleich großen Pigmentbrocken und -ballen erfüllt dargestellt werden.

schende Ansicht, dass die Pigmentzellen Bindegewebszellen seien, welche sich von den gewöhnlichen nur durch den Pigmentgehalt unterscheiden. Denn nirgends kann man eine derartige Aneinanderlagerung von gewöhnlichen Bindegewebszellen oder von Ausläufern solcher wahrnehmen; vielmehr sind diese stets durch Bindegewebsbündel oder andere Zwischensubstanzen von einander getrennt. Dazu kommt noch, dass z. B. gerade in den in Fig. 51 und 52 gezeichneten Fällen die Pigmentzellen mit Sicherheit in den Lymphspalten gelegen sind, aus denen sie in die Interzellularräume der Epidermis eintreten; sie wandern also aktiv an den Bindegewebszellen vorbei. Dies dürfte wohl ebenfalls gegen die Wahrscheinlichkeit einer Verbindung von Bindegewebszellen mit Pigmentzellen geltend zu machen sein.

Eben so wenig gelang es, Verbindungen der Pigmentzellen mit Epidermiszellen aufzufinden. Die Haut des Rumpfes, in welcher ja auch die Verbindungen der beiden Zellenarten nicht leicht festzustellen sind, ist zur Entscheidung dieses Punktes weniger geeignet als die der Flossensäume. Hier habe ich — eben so wie am Rumpfe — niemals eine Verbindung von Epidermiszellen und Pigmentzellen beobachtet. Wenn sich einer der feinen basalen Ausläufer der Epidermiszellen mit einer im Corium liegenden Zelle verbunden zeigte, so war dies stets eine Bindegewebszelle. Diese Verbindungen sind auch immer viel feiner, als die von mir beobachteten in die Epidermis einwandernden Pigmentzellenausläufer. Aber auch die eben angeführte Einwanderung von Pigmentzellen in die Interzellularräume der Epidermis spricht schon gegen die Möglichkeit der Verbindung und für die Wahrscheinlichkeit, dass die in der Litteratur angegebenen Fälle von Verbindung auf Verwechselung mit Einwanderung zurückzuführen sind.

Von mehreren Autoren ist das Bestehen derartiger Verbindungen für Amphibien und Säugethiere beschrieben worden, so von RIEHL (84, p. 33), EHLMANN (85, p. 528; 96, p. 34 u. 58) und KARG (88, p. 389). Eine genauere Betrachtung der Figuren dieser Autoren scheint mir jedoch die Möglichkeit einer solchen Verwechselung nicht auszuschließen, die namentlich bei dickeren Schnitten sehr leicht erfolgen kann. Namentlich bei KARG dürfte es sich um eine Täuschung dieser Art handeln, die bei den relativ kleinen Elementen der menschlichen Haut, welche er untersuchte, leicht entstehen kann. Die Figuren EHLMANN's von Amphibien sind aber deshalb nicht geeignet, einen gültigen Beweis zu erbringen, weil sie deutlich zeigen,

dass in den ihnen zu Grunde liegenden Präparaten das Protoplasma sowohl der Epidermis- wie der Bindegewebszellen viel zu schwach gefärbt war, um eine derartige Frage entscheiden zu können. Ich verweise z. B. auf die von EHRMANN (96) vor Allem angeführten Figg. 18 auf Taf. VIII—IX und 4 auf Taf. X—XI, auf denen z. B. nicht einmal die Intercellularbrücken der Epidermis zu sehen sind und die Begrenzung der letzteren gegen das Corium zum Theil in recht unsicherer Weise dargestellt erscheint. Da in meinen Präparaten die ungleich feineren Verbindungsfädchen zwischen den Epidermiszellen und den Bindegewebszellen des Coriums mit voller Deutlichkeit hervortreten, so hätten mir die Verbindungen zwischen Epidermiszellen und Pigmentzellen, die nach EHRMANN's und KARG's Figuren eine relativ bedeutende Mächtigkeit haben müssten, nicht entgehen können, wenn sie wirklich bestünden. Ich glaube deshalb, dass es sich bei den betreffenden Figuren EHRMANN's, denen man übrigens ansieht, dass sie auf recht unsicheren Beobachtungen beruhen, wie bei denen KARG's auf einer unrichtigen Deutung von Stellen handelt, an denen Pigmentzellen in die Intercellularräume der Epidermis eindringen.

Dass die Ausläufer von Pigmentzellen des Coriums in die Epidermis, und zwar in deren Intercellularräume hinein sich erstrecken können, ist bereits von verschiedenen Forschern — auch von KARG und EHRMANN — beschrieben und abgebildet worden; ich selbst kann für die Axolotlhaut diese Angabe nur bestätigen (Figg. 51, 52)¹. Im Gegensatz aber namentlich zu KARG und EHRMANN möchte ich betonen, dass dieses Eintreten von Pigmentzellen des Coriums in die Intercellularräume auch die einzige Art der Pigmenteinwanderung in die Epidermis darstellt, da eben, wie ich oben ausführte, kontinuierliche Verbindungen zwischen Pigmentzellen des Coriums und Epidermiszellen, auf welchen nach KARG und EHRMANN ebenfalls Pigment überwandern soll, nicht vorhanden sind.

Bei den bisherigen Angaben über das Eindringen der Pigmentzellen in die Epidermis blieb meistens ein Punkt, der mit der noch schwankenden Auffassung der Natur der Pigmentzellen eng zusammenhängt,

¹ H. RABL (95, p. 16) hat mit Entschiedenheit behauptet, dass die Pigmentzellen des Coriums bei Salamanderlarven »niemals Fortsätze ins Epithel entsenden, sondern immer ganz glatt unterhalb desselben ausgebreitet sind«. Diese Angabe wird nicht nur durch die Figuren EHRMANN's (96, Taf. XII, Fig. 12 u. 13), sondern auch durch meine eigenen Beobachtungen (Figg. 51, 52) aufs schlagendste widerlegt. Vgl. auch PROWAZEK (01), p. 95 und Fig. 54.

entweder unberücksichtigt oder unentschieden: nämlich die Frage, wo eigentlich die Pigmentzellen des Coriums liegen? Nach meinen Beobachtungen scheint mir festzustehen, dass sie in den Lymphspalten des Bindegewebes sich ausbreiten. Dafür spricht wohl an sich schon die Thatsache des Eindringens von Pigmentzellen des Coriums in die Interzellularräume der Epidermis. Wie schon seit lange durch LEYDIG (79, p. 181; 83, p. 146 u. a. a. O.), KEY und RETZIUS (81, p. 105), GUTMANN (88) u. A. festgestellt worden ist, stehen die Interzellularräume der Epidermis mit den Lymphspalten des Bindegewebes des Coriums in kontinuierlichem Zusammenhang; es wäre doch höchst unwahrscheinlich, wenn der hierdurch gegebene Weg von den Pigmentzellen nicht auch im Bindegewebe benutzt würde. Man kann überdies im Corium der Flossensäume oft und leicht direkt beobachten, dass die Pigmentzellen und ihre Ausläufer in Spalträumen des Coriums liegen, welche sie als helle Höfe umsäumen (Fig. 42). Auch die schon mehrfach angeführte Erscheinung, dass sich Pigmentzellen auf größere oder kleinere Strecken an Bindegewebszellen angelagert finden (Figg. 51 und 52), kann meiner Ansicht nach nur so erklärt werden, dass die ersteren in eine Lymphspalte eingeschlossen sind, die in der Regel nur deshalb nicht deutlich hervortritt, weil sie von der Pigmentzelle ganz ausgefüllt oder sogar erweitert wird. Wie weit eine solche Erweiterung eines engen Hohlraumes durch Pigmentzellen gehen kann, zeigt in sehr lehrreicher Weise Fig. 52 (*pII*), in welcher ein Interzellularraum der Epidermis durch eine Pigmentzelle ganz bedeutend ausgedehnt ist. In Fig. 52 liegt ferner ein aus dem Gallertgewebe der Schwanzflosse aufsteigender Pigmentzellenfortsatz (*pI*) einer Bindegewebszelle (*bxIII*) eine große Strecke weit an und Fig. 51 demonstriert besonders schön, wie ein gleicher Fortsatz, welcher einer Bindegewebszelle (*bxI*) ebenfalls stellenweise dicht angeschmiegt ist, in die Interzellularräume der Epidermis eintritt. In dieser folgt er mit seinen Verzweigungen genau diesen Räumen, indem er sie zum Theil erweitert und, so weit er mit seinen Ästen reicht, die Interzellulärbrücken zerstört hat.

Diese Thatsachen scheinen mir für die Frage nach der Natur der Pigmentzellen von einiger Bedeutung zu sein. Zur Zeit sind drei verschiedene Anschauungen hierüber verbreitet¹. Am häufigsten

¹ Eine Anzahl gerade der neueren Autoren, die sich mit den Pigmentzellen und der Frage nach der Entstehung des Pigments befasst haben, äußern sich überhaupt nicht über die Natur der Pigmentzellen.

findet man vielleicht noch die alte Ansicht, die schon vor langer Zeit LEYDIG (57, p. 105; 64, p. 47; 88, p. 14 u. a. a. O.) vertrat, dass nämlich die Pigmentzellen nichts Anderes als Bindegewebszellen sind, welche sich von den gewöhnlichen fixen Bindegewebszellen (»Bindegewebskörperchen«) nur durch den Pigmentgehalt unterscheiden. Eine zweite Auffassung wurde zuerst von AEBY (85, p. 273) vertreten. Hiernach sind die Pigmentzellen Wanderzellen, wodurch namentlich ihr Vorkommen im Epidermisepithel verständlich würde. In gleichem Sinne haben sich auch MEYERSON (89, p. 197) und LIST (90, p. 22) ausgesprochen. Die dritte Anschauung wurde wohl zuerst von C. RABL (89, p. 50)¹ angedeutet und dann namentlich von EH RMANN durch eingehende Untersuchungen zu stützen versucht. Dieser Autor fasst die Pigmentzellen als »Zellen sui generis« auf, die »weder mit Bindegewebszellen, noch Leukocyten, noch mit Epidermiszellen identisch« sind und die er desshalb mit dem besonderen Namen »Melanoblasten« belegt (96, p. 20 und 61). Den Beweis hierfür glaubt er vor Allem aus der Entwicklung dieser Elemente erbringen zu können, »welche von vorn herein selbständige Gebilde sind« und durch deren Theilung alle Pigmentzellen des erwachsenen Thieres entstehen. »Man findet, wenn man die Entwicklung der Pigmentzellen verfolgt, keine Anzeichen dafür, dass sich nachträglich noch definitive Bindegewebszellen in Pigmentzellen (Chromatophoren der Autoren) umwandeln.«

In den drei bisher angeführten Anschauungen über die Natur der ausgebildeten Pigmentzellen sind auch schon die Auffassungen enthalten, welche deren Vertreter von der Entstehung dieser Elemente hegen. Hierzu kommt nun noch die weitere Ansicht, dass die Pigmentzellen, mindestens diejenigen der Epidermis, nicht von Bindegewebszellen, Leukocyten oder besonderen Elementen abstammten, sondern durch Umbildung von Epithelzellen der Epidermis entstünden (KODIS, 89; MERTSCHING, 89; JARISCH, 91; S. MAYER, 92; KROMEYER, 93; SCHWALBE, 93)². Und schließlich ist noch zu erwähnen, dass

¹ »Diese Pigmentzellen scheinen sich frühzeitig aus dem Verbande ihrer Nachbarn zu lösen und eine gewisse Selbständigkeit zu erlangen.«

² Im Einzelnen weichen die genannten Forscher vielfach von einander ab, namentlich in der Frage der Entstehung des Pigments selbst. SCHWALBE betont ausdrücklich, dass er die intraepitheliale Entstehung der sternförmigen Pigmentzellen der Epidermis, »so weit die Angaben Epidermoidalgebilde der Säugethiere betreffen«, für wahrscheinlich halte (93, p. 582). Die Meinung SCHWALBE's, dass das Pigment der Epidermiszellen in diesen selbst, ohne Vermittelung von Wanderzellen entstehe, und dass die »pigmentirten Fäden«

manche Autoren die Pigmentzellen der Epidermis als von denen des Coriums überhaupt verschiedene Elemente auffassen (namentlich H. RABL, 95).

Von diesen zahlreichen Kontroversen, welche über die Natur und Entstehung der Pigmentzellen zur Zeit noch bestehen, können diejenigen, welche die Entstehung betreffen, hier bei Seite gelassen werden. Dagegen kann die Frage nach ihrem Wesen nicht unerörtert bleiben.

Meine Meinung ist zunächst die, dass die Pigmentzellen des Coriums und der Epidermis Elemente der gleichen Art sind, deren Verschiedenheiten im Wesentlichen nur durch die Verschiedenheiten der örtlichen Bedingungen zu Stande kommen. Für diese Identität war vor Allem LEYDIG (76b, p. 246 u. a. a. O.) von jeher eingetreten; freilich weiche ich von ihm in so fern ab, als ich die Pigmentzellen nicht wie er als mit den fixen Bindegewebszellen (»Bindegewebskörperchen«) gleichwerthig auffasse; sondern ich halte sie für Elemente besonderer Art (s. unten). Gegen die Identität hat sich in neuerer Zeit namentlich H. RABL (94, p. 16) ausgesprochen, und zwar vor Allem aus dem Grunde, weil er in pigmentirten Zellen der Epidermis von Salamanderlarven »tingirbare Einschlüsse« fand, die er als durch Phagocytose aufgenommen betrachtet. Er hält desshalb diese Zellen für Leukocyten, während er die Pigmentzellen des Coriums anscheinend für »Bindegewebszellen« hält. Außerdem scheint ihm von Bedeutung, »dass die Pigmentzellen im Epithel wesentlich kleiner als die Chromatophoren der Cutis sind«. Ich halte es nicht für unmöglich, dass das, was RABL beschreibt, wirklich Leukocyten sind; ich habe selbst gelegentlich beobachtet, dass anscheinend Leukocyten innerhalb der Epidermis außer mit anderen Einschlüssen auch mit Pigment erfüllt waren. Die weithin verzweigten Pigmentzellen der Epidermis enthalten jedoch, so viel ich sehe, derartige Einschlüsse nicht, und sind wohl mit den von RABL beobachteten Elementen überhaupt nicht identisch. Ich kann jedoch hier diesen Punkt nur streifen. Ich glaube aber, dass sowohl die oben erwähnten Beobachtungen EHRMANN's, wie meine eigenen Feststellungen, wonach Pigmentzellen des Coriums unzweifelhaft in die Interzellularräume der Epidermis hineinreichen, genügen dürften, um die Identität der in beiden Geweben vorkom-

der Epidermis »größtentheils mit Pigmentkörnchen gefüllte Interzellularlücken« (p. 584) darstellen, können hier unerörtert bleiben, da sie sich nur auf die Epidermis beziehen.

menden Pigmentzellen wahrscheinlich zu machen. Dass sie an beiderlei Orten, namentlich in der Verbreitungsart ihrer Ausläufer, verschieden erscheinen, beruht, wie EHRMANN schon richtig hervorgehoben hat (96, p. 33), auf der Verschiedenheit ihrer Umgebung, also auf der verschiedenartigen Form des Lückensystems, in welchem sie sich ausbreiten. Die Spalten im geschichteten Corium der Flossensäume und unmittelbar unter der Außenlage des Coriums am Rumpfe gestatten den Ausläufern der Pigmentzellen eine andersartige, mehr flächenhafte Ausbreitung, als die engen Intercellularräume der Epidermis, in welchen die Ausläufer natürlich mehr als dünne fadenartige Gebilde erscheinen¹. Wie ich oben (p. 264) ausführte, ist ferner die Form der Zellen und die Anordnung ihrer Ausläufer im Corium der Flossensäume wieder etwas anders, als etwa unter der Außenlage des Coriums im Rumpfe. Dass es sich aber in diesen beiden Fällen um gleichartige Elemente handelt, dürfte wohl von Niemandem bezweifelt werden.

Wie ich schon oben erwähnte, ist es gerade die Ausbreitung der Pigmentzellen in den mit Lymphe durchtränkten Gewebsspalten, welche für die Beurtheilung ihrer Natur in erster Linie in Betracht kommt. Vor Allem spricht diese Thatsache gegen die Auffassung, dass sie nichts Anderes als fixe Bindegewebszellen seien, welche Pigment enthielten.

Es ist eine bekannte, namentlich auf Untersuchungen der Cornea der Wirbelthiere begründete Thatsache, dass im fibrillären Bindegewebe, auch in dem des Coriums, die Ausbreitung der fixen Bindegewebszellen im Wesentlichen mit derjenigen der Spalträume (Saftkanälchen) identisch ist. Es liegen nämlich die fixen Bindegewebszellen, wie dies auch schon von anderen Autoren ausgesprochen wurde, den Bindegewebsbündeln dicht an, nehmen also wenigstens theilweise an der Begrenzung der Spalträume Theil. Wie ich schon erwähnt habe, sieht man nun im geschichteten Corium der Flossensäume oft sehr deutlich, dass Ausläufer der Pigmentzellen Ausläufern der fixen Bindegewebszellen entlang ziehen, welche letztere selbst den Bindegewebsbündeln dicht anliegen; insbesondere bei den das Corium senkrecht durchsetzenden, in die Epidermis eindringenden dickeren Fortsätzen von Pigmentzellen habe ich das oft sehr schön beobachten

¹ Die von SCHWALBE (93, p. 584) und UNNA für die Säugethiere vertretene Auffassung der Chromatophoren der Epidermis als wenigstens theilweise unzelliger Ausgüsse der Intercellularräume trifft für die Amphibien bestimmt nicht zu, wie schon EHRMANN (96, p. 31) mit guten Gründen betont hat.

können (Figg. 51 und 52). Ein derartiges Nebeneinanderherziehen zweier Ausläufer, welche einander dicht anliegen, kommt aber, wie ich schon hervorgehoben habe, bei Ausläufern gewöhnlicher Bindegewebszellen niemals vor, welche eben nie in, sondern stets an den Spalträumen liegen. Diese Thatsache spricht allein schon deutlich gegen die Ansicht, dass die Pigmentzellen mit den fixen Bindegewebszellen identisch seien.

Ferner habe ich, wie schon oben betont, niemals Verbindungen zwischen Ausläufern von Pigmentzellen und fixen Bindegewebszellen konstatiren können. Dazu kommt der ebenfalls schon angeführte sehr bemerkenswerthe Unterschied in der Färbbarkeit: in dem gleichen Präparate (Dahlmethode) färben sich die Ausläufer der fixen Bindegewebszellen bis in ihre feinsten Verzweigungen scharf und deutlich, während diejenigen der Pigmentzellen höchstens einen schwach violetten Schimmer erkennen lassen. Man könnte zwar auf die Idee kommen, dass die Anwesenheit des Pigmentes die Färbung verhindere. Dagegen spricht aber nicht nur die intensive Färbung der Kerne der Pigmentzellen, sondern auch die Thatsache, dass durch die Pigmenthäufchen, welche in den fixen Bindegewebszellen der mittleren Coriumlage so häufig, ja fast regelmäßig auftreten (s. p. 244), die Färbung des umgebenden Protoplasmas niemals beeinträchtigt erscheint. Schließlich können vielleicht auch diese Pigmenthäufchen selbst als ein weiteres Argument gegen die Identität von Bindegewebs- und Pigmentzellen angeführt werden. Wenn beide wirklich identisch wären, müsste man doch erwarten, dass Übergänge zwischen der Ablagerung des Pigmentes in kleinen einzelnen Klümpchen und dessen fast gleichmäßiger Verbreitung in der ganzen Zelle vorkämen. Dem ist aber anscheinend nicht so. Wohl aber finden sich Übergänge zwischen Pigmentzellen und den im nächsten Abschnitt zu schildernden Elementen, von denen ich daher auch glaube, dass sie mit den Pigmentzellen in Beziehung stehen. — Alle diese Gründe scheinen mir nur in dem einen Sinne zu sprechen: dass die Pigmentzellen mit den fixen Bindegewebszellen nicht identisch sind, sondern eine von ihnen verschiedene Zellenart darstellen.

Es fragt sich nun, ob sie nicht etwa Wanderzellen, Leukocyten sind, wie zuerst von ÄBY (85) behauptet worden ist. Hiergegen haben schon verschiedene Autoren, so namentlich KARG (88, p. 394) und EHREMAN (96, p. 32 u. 45) mit Recht die Größenverhältnisse der Pigmentzellen im Vergleiche mit denen der Leukocyten

geltend gemacht. Die Pigmentzellen sind bedeutend größer. Man findet ferner, wie aus einem der folgenden Abschnitte hervorgehen wird (p. 295) niemals Leukocyten, welche eine derartige Verzweigung aufweisen, wie sie für die Pigmentzellen charakteristisch ist, und vor Allem dürfte ein netzartiges Zusammenfließen bei Leukocyten bisher wohl noch nirgends beobachtet worden sein. Dem gegenüber kann der Umstand, dass man gelegentlich pigmenthaltige Leukocyten antrifft (p. 296, Fig. 60), kaum ins Gewicht fallen¹. Ich glaube daher, dass auch eine Identifizierung von Pigmentzellen und Leukocyten ausgeschlossen werden muss.

So scheint denn nichts Anderes übrig zu bleiben als die Annahme, dass die Pigmentzellen Gewebeelemente besonderer Art darstellen. Sie sind charakterisirt: durch ihren in der Regel reichlichen Gehalt an Pigmentkörnchen, welche im Allgemeinen ziemlich gleichmäßig durch die Zelle verbreitet sind², durch die Bildung zahlreicher verzweigter Ausläufer, welche unter einander und mit denen benachbarter Zellen zu Netzen verbunden sein können, und durch ihre Lage in den feinen Spalträumen der Gewebe, im Bindegewebe in den sog. »Saftlücken«, im Epithel in den Inter-cellularräumen. Für ihre Selbständigkeit als besondere Zellensart dürfte ferner wohl sprechen, dass sie sich mit mitotischer Kerntheilung vermehren und zwar schon bei Larven, also auch im werdenden Organismus, wie dies durch die Arbeiten von FLEMMING (90) und ZIMMERMANN (90) gezeigt worden ist. Dass sie eine gewisse aktive Beweglichkeit besitzen, geht daraus hervor, dass sie mitunter theilweise im Bindegewebe, theilweise in der Epidermis steckend angetroffen werden³, in einer Lage, in welcher sie unmöglich entstanden sein können; es muss also wohl eine Ortsveränderung stattgefunden haben. Sie sind daher in gewissem Sinne doch »Wanderzellen«, indessen solche besonderer Art, keine Leukocyten, für welche dieser Namen in der Regel als synonym gebraucht wird. Welcher Art ihre Bewegungen aber sind, bedarf noch genauerer

¹ Die von MEYERSON (89) angeführten Gründe für die Leukocytennatur der Pigmentzellen sind schon von EHRMANN (96, p. 45) in genügender Weise widerlegt worden.

² Vergleiche jedoch hierzu den folgenden Abschnitt p. 276 ff.

³ Ich wähle absichtlich diese Ausdrucksweise, weil aus den mir vorliegenden Präparaten nicht mit Sicherheit erschlossen werden kann, ob die betreffenden Zellen aus dem Corium in die Epidermis einwandern oder umgekehrt. Wenn mir zur Zeit auch ersteres wahrscheinlicher dünkt, so will ich doch nicht verhehlen, dass dazu noch besondere Beweise nothwendig sind.

Untersuchung. EHRMANN (96, p. 33 u. 58) betont wiederholt, dass die Pigmentzellen aus dem Corium in die Epidermis nicht »einwandern«, sondern »einwachsen«; ich finde jedoch keine Beweise für diese Anschauung, die mir überdies im vorliegenden Falle von dem Begriffe einer aktiven Beweglichkeit schwer zu trennen zu sein scheint. Denn es handelt sich doch um zellige Elemente mit jedenfalls weichem und beweglichem Protoplasma, die sich den Spalträumen des Bindegewebes und der Epidermis ihrer Form nach anzupassen vermögen und in diesen sich durch Theilung vermehren.

Über die Frage der Entstehung der Pigmentzellen wage ich kein Urtheil abzugeben, da mir eigene Beobachtungen hierüber nicht zur Verfügung stehen. Ich möchte damit die Untersuchungen EHRMANN's nicht als unzutreffend bezeichnen; glaube jedoch, dass es, um die genetischen Beziehungen der Pigmentzellen zu anderen Zellen, namentlich des embryonalen Körpers, festzustellen, bei einer wiederholten Prüfung dieser Frage nothwendig sein dürfte, dem Verhalten des Zellkörpers aller in Frage kommenden Elemente eine eingehendere Beachtung zu schenken, als es bei den bisherigen Untersuchungen der Fall war.

e. Die farblosen Pigmentzellen.

In der äußeren Partie der mittleren Coriumlage des Rumpfes, dicht unter der äußeren Coriumlage, sowie in und unter dem Corium der Flossensäume fand ich eine Art von Zellen, über deren Natur ich längere Zeit im Unklaren war. An anderen Stellen habe ich sie im Allgemeinen nicht angetroffen: nur in vereinzelten Fällen in der Epidermis, was für die Beurtheilung ihrer Natur von großer Wichtigkeit ist. Ferner schien es mir einmal, als ob sie auch auf einigen Schnitten durch das Unterhautbindegewebe vorhanden wären; doch bin ich dessen nicht ganz sicher. Ihr Nachweis ist mit Schwierigkeiten verbunden, da sie sich nur mit einzelnen Methoden auffinden oder von anderen Zellarten unterscheiden lassen. Außerdem scheinen sie nicht immer vorhanden zu sein.

Auf senkrecht durch die Haut des Rumpfes geführten Schnitten findet man unterhalb des Netzes, welches die der Außenlage des Coriums anliegenden Bindegewebszellen bilden, verzweigte Zellen, welche sich durch mehrere Eigenschaften von den letzteren, und von den fixen Bindegewebszellen überhaupt, unterscheiden. Ihre Ausläufer bilden unter einander und mit denen benachbarter Zellen Netze (Fig. 13 *fp*), die, ähnlich wie diejenigen der Pigmentzellen, ziemlich

dicht sein können und die das unter der Außenlage des Coriums gelegene Flechtwerk der Bindegewebsbündel, Bindegewebszellen und Pigmentzellen durchsetzen. Besonders schön sieht man die Bildung der Netze auf parallel zur Hautoberfläche geführten Schnitten, da sie sich hauptsächlich in dieser Richtung ausdehnen (Fig. 48). In den Flossensäumen kommen sie, in ähnlicher Weise wie am Rumpfe unter der Außenlage des Coriums, unter dem Corium selbst vor, auch hier Netze der gleichen Art bildend (*fp* in: Figg. 37, 38, 39, 40, 51). Hier findet man sie aber auch innerhalb des Coriums; auf Querschnitten sind dabei ihre Ausläufer in gleicher Art in mehreren Lagen über einander geschichtet, wie die Ausläufer der Bindegewebs- und Pigmentzellen (Fig. 43 *fp*).

Die Ausläufer dieser Zellen sind im Allgemeinen breiter, als diejenigen der meisten Bindegewebszellen und verzweigen sich seltener als diese zu ganz feinen Ausläufern. Dem entsprechend sind auch die Verbindungsbrücken zwischen den einzelnen Zellen breiter, als bei den meisten Bindegewebszellen, und gleichen denen der schwarzen Pigmentzellen (Figg. 13 und 48 *fp*). Sie nähern sich somit in ihrer Form auch den unmittelbar unter der Außenlage des Coriums ausgebreiteten Bindegewebszellen (p. 246; Fig. 31), die sich durch breitere Ausläufer vor den anderen Bindegewebszellen auszeichnen.

Die Hauptunterschiede von den fixen Bindegewebszellen bestehen jedoch in der Färbung des Protoplasmas und dem Besitz körniger Einschlüsse, welche letztere jenen Elementen fehlen. Während in gelungenen Dahliapräparaten das Protoplasma der Bindegewebszellen noch in den feinsten fadenförmigen Ausläufern tief violett gefärbt ist, bleibt das der uns hier interessirenden Elemente entweder ungefärbt oder nimmt höchstens einen blassen Ton an. Vor Allem aber enthalten die letzteren eine große Menge feiner Körnchen, welche ziemlich genau die Größe der Pigmentkörnchen zu besitzen scheinen und wie diese gleichmäßig und dicht die gesammte Zelle erfüllen; sie sind in allen Ausläufern enthalten, in deren feinsten sie in einer Reihe hinter einander geordnet sind (vgl. manche Stellen in Figg. 40 und 43). Derartige Körnchen fehlen den Bindegewebszellen vollständig. Bei Konservirung mit Osmiumgemischen nehmen sie einen grauen Farbenton an. Sie färben sich ferner mit Hämatoxylin (bei Hämatoxylin-Eosinfärbung in toto) ziemlich scharf blau, mit Dahlia¹ blauviolett, mit Thionin schwach grauviolett, mit Toluidinblau blau.

¹ Bei Dahliapräparaten, in denen der überschüssige Farbstoff durch verdünnte Essigsäure extrahirt wurde, scheinen sie sich leicht zu enträuben.

Von polychromem Methylenblau werden sie nicht gefärbt; eben so konnte ich sie mit der EHRLICH-BIONDI'schen Methode und mit Boraxkarmin-Osmiumsäure-Holzessig¹ nicht nachweisen. Diese Färbungen sind namentlich für die Unterscheidung von den im folgenden Abschnitte zu schildernden »Mastzellen« von Wichtigkeit, deren Granula sich bei den gleichen Methoden anders verhalten. Eine Verwechslung mit Mastzellen ist daher, ganz abgesehen von der Gestalt der Zellen, ausgeschlossen.

Ihre Kerne sind oval, eingebuchtet oder schwach gelappt und gleichen ihrem Baue nach denen der Pigmentzellen.

Nicht selten liegen, sowohl am Rumpfe wie an den Flossensäumen, die fraglichen Zellen den Bindegewebsbündeln der Außenlage des Coriums, bezw. des Coriums selbst, streckenweise an (Figg. 13, 40). Freilich ist hierbei nicht mit Sicherheit auszuschließen, dass sich zwischen beiden eine, möglicherweise sehr dünne Schicht von Bindegewebszellenausläufern befindet. Andererseits aber lässt sich häufig mit Bestimmtheit nachweisen, dass die Zellen den dem Corium, bezw. dessen Außenlage anliegenden flachen Bindegewebszellen oder deren Ausläufern sich anschmiegen und ihnen ein gutes Stück weit auf diese Weise folgen können (Figg. 37, 39, 43 *fp*). Besonders schön ist dies in Fig. 43 *fp* II zu beobachten. Also auch in dieser Hinsicht ergibt sich eine Übereinstimmung mit den schwarzen Pigmentzellen.

Eben so wie bei diesen fehlt dann ferner jegliche Verbindung mit Bindegewebszellen oder mit Epithelzellen, von denen die erstere, Angesichts der eben erwähnten Anlagerung an die Bindegewebszellen, an sich schon wenig wahrscheinlich ist.

Schließlich lässt sich, wie für die schwarzen Pigmentzellen, an vielen Stellen mit Sicherheit feststellen, dass die fraglichen Zellen im Corium der Flossensäume in den Lymphspalten gelegen sind (Fig. 43), eine Thatsache, welche dadurch besondere Bedeutung gewinnt, dass es mir geglückt ist, in einzelnen Fällen Ausläufer solcher Zellen auch in Interzellularräumen der Epidermis anzutreffen. Wenn dies auch nur sehr selten der Fall war², so dürfte es doch genügen, um die, schon in den bisher geschilderten Eigenschaften sich kund-

¹ Der Unterschied in dem Verhalten gegen Osmiumsäure in konservirtem und in frischem Zustande ist beachtenswerth.

² Ich habe dies insbesondere gut bei einem jüngeren Axolotl von 50 mm Länge beobachten können, wie ich hier vorgreifend bemerken möchte.

gebende Übereinstimmung mit den schwarzen Pigmentzellen noch vollständiger erscheinen zu lassen.

Von ausschlaggebender Bedeutung aber in dieser Hinsicht und damit für die Lösung der Frage, welcher Natur die körnerhaltigen Zellen seien, ist das Vorkommen von Pigmentkörnchen in ihnen. In manchen Präparaten nämlich beobachtete ich ziemlich häufig, dass zwischen den mit Dahlia oder Hämatoxylin blassviolett oder blau gefärbten Körnchen dunkle Körner sich fanden, welche ihrer Größe und ihrem optischen Verhalten nach zweifellos Pigmentkörner sind. Sie sind von schwarzer Farbe und erscheinen bei hoher Einstellung hell. Ich beobachtete dies sowohl am Rumpfe in der mittleren Coriumlage (Figg. 47 und 49 *pg*), als auch unter dem Corium der Flossensäume, sowie innerhalb des letzteren (Fig. 44 *pg*). Der Grad, in welchem beiderlei Körner in der gleichen Zelle durch einander gemischt sind, ist ein recht verschiedener. Mitunter sind es, gegenüber der Gesamtmasse der Körner, nur verhältnismäßig wenige schwarze Pigmentkörner, wobei dann einzelne Theile der Zelle ganz oder fast ganz von ihnen frei bleiben (Fig. 49); in anderen Fällen dagegen war die Zahl der Pigmentkörner gerade so groß oder noch größer als die der tingirten Körner (Fig. 47). Derartige Zellen zeigten schon eine große Ähnlichkeit mit den schwarzen Pigmentzellen und verstärken die Vermuthung, dass die Körnerzellen mit diesen in näherer Beziehung stehen.

Mit dem Auftreten von Pigmentkörnchen in den Körnerzellen kann sehr leicht ein anderes Vorkommnis verwechselt werden, das wiederholt beobachtet wurde. Wie ich oben (p. 266) schon erwähnt habe, erscheinen die Pigmentkörnchen bei mittlerer Einstellung dunkel, bei hoher Einstellung dagegen hell mit blassgrünlichem Schimmer. Man findet jedoch gelegentlich zwischen den blau oder violett gefärbten Körnern solche, die zwar auf den ersten Blick den Pigmentkörnchen durch ihr dunkles Aussehen gleichen, dennoch aber keine solchen sind. Bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen ergibt sich nämlich, dass diese Körner nur bei hoher Einstellung dunkel sind, während sie bei tiefer Einstellung hell, mit röthlichem Schimmer, erscheinen; sie verhalten sich also optisch gerade umgekehrt wie die Pigmentkörnchen. Aus diesem optischen Verhalten der »blauen« Körner muss man schließen, dass es sich bei ihnen nicht um Pigment, sondern um eine Erfüllung mit einer schwächer lichtbrechenden Substanz handelt. Die Unterschiede in der Lichtbrechung von der Umgebung sind so bedeutend, dass es nahe liegt, eine Gaserfüllung

der Körner (in den Präparaten!) anzunehmen. Weiter aber folgt daraus, dass diese offenbar nicht solide Gebilde darstellen, sondern kleine hohle Kügelchen sind; und man muss wohl annehmen, dass es die Hülle der Kügelchen ist, welche sich bei Anwendung der verschiedenen, oben erwähnten Farbstoffe blau oder violett färbt.

Welcher Art sind nun diese Körnerzellen? Stellen auch sie eine besondere Gruppe von Elementen vor, wie es, nach meiner Auffassung, mit den Pigmentzellen der Fall ist, oder sind sie mit anderen Zellen in Beziehung zu bringen?

Zunächst scheint mir eine Identität mit den fixen Bindegewebszellen ausgeschlossen zu sein. Von diesen unterscheiden sie sich schon durch ihren Gehalt an den färbbaren Körnern und durch die viel geringere Färbbarkeit des Protoplasmas (namentlich mit Dahlia); auch ist die Art ihrer Verzweigung dem Habitus nach von derjenigen der Bindegewebszellen verschieden. Indessen sind das Punkte, die für sich allein nicht genügen könnten, sie als von diesen verschieden zu erachten. Was aber sehr in diesem Sinne spricht, ja wohl beweisend sein dürfte, das ist, neben der Verbreitung in den Lymphspalten des Bindegewebes, vor Allem der Nachweis, dass sie auch in den Intercellularräumen der Epidermis vorkommen; denn dass echte »fixe Bindegewebszellen« in diese eindringen, ist bis jetzt weder von anderen Forschern nachgewiesen worden¹, noch konnte ich selbst irgend etwas beobachten, was hierfür spräche.

Aber auch eine Identität der Körnerzellen mit Leukocyten ist unmöglich; und zwar im Wesentlichen aus denselben Gründen, welche gegen eine Identität von Pigmentzellen mit Leukocyten sprechen. Denn die Kerne der Körnerzellen besitzen nicht die für die Leukocyten charakteristische, hauptsächlich periphere Anordnung des Chromatins; die Zellen selbst aber sind viel größer als die Leukocyten, stets reichlich verzweigt und bilden mit ihren Ausläufern Netze, die mit denjenigen benachbarter Zellen zusammenfließen können, was bei Leukocyten nicht vorkommt. Die Körner verhalten sich außerdem färberisch vielfach ganz anders, als die der letzteren; denn während z. B. die kleineren, in Leukocyten vorkommenden Granula, die zu einem Vergleich allein herangezogen

¹ Die Angaben LEYDIG's über das Vorkommen von »Bindegewebszellen« in der Epidermis stützen sich vor Allem auf die für ihn feststehende Identität der Pigmentzellen mit Bindegewebszellen, eine Ansicht, die, wie ich oben gezeigt zu haben glaube, nicht zutrifft.

werden können, sich in Hämatoxylin-Eosinpräparaten lebhaft roth färben (s. unten p. 297), nehmen die Granula der Körnerzellen einen blauen Ton an.

Eben so erweisen sich die Körnerzellen als von den im nächsten Abschnitte zu schildernden Mastzellen verschieden. Wie ein Blick auf die Figuren (Figg. 20, 54, 55) zeigt, ist schon die Form der Ausläufer bei den Mastzellen eine wesentlich andere; diese bilden außerdem niemals Anastomosen oder Netze. Ihre Granula aber unterscheiden sich von denen der Körnerzellen durch die bei Anwendung sog. basischer Farbstoffe auftretende Metachromasie (s. p. 286 ff.); und bei Färbung mit Hämatoxylin-Orange-Eosin erscheinen die Körner der Mastzellen gelb, während die der Körnerzellen blau tingirt werden.

Wenn demnach mit Sicherheit behauptet werden kann, dass die Körnerzellen von Bindegewebszellen, Leukocyten und Mastzellen verschieden sind, so erscheint es dagegen ziemlich sicher, dass sie mit den Pigmentzellen identisch sind, worauf ich schon oben hingedeutet habe.

Zunächst ist zu erwähnen, dass beide Zellenformen in den meisten Punkten große Übereinstimmung zeigen, so in der Form des Zellkörpers und dessen Art sich zu verzweigen, ferner in der Fähigkeit Netze zu bilden und unter einander zu solchen zusammenzufießen, und drittens in der bei beiden übereinstimmenden Struktur der Kerne. Außerdem kommen die Körnerzellen an den nämlichen Orten vor, an denen sich auch Pigmentzellen vorfinden, liegen wie diese in den Saftlücken des Bindegewebes und gelegentlich, eben so wie diese, in den Interzellularräumen der Epidermis. Der einzige Unterschied besteht also eigentlich nur in der den Pigmentzellen zukommenden Schwarz- oder Braunfärbung der Granula. Da ich nun aber zeigen konnte, dass es Körnerzellen giebt, in denen ein mehr oder weniger großer Theil der durch die Tinktion dargestellten Granula durch wirkliche Pigmentkörner ersetzt ist, welche anscheinend die gleiche Größe wie diese besitzen¹: so wird die Vermuthung, dass Körnerzellen und Pigmentzellen identisch seien, in hohem Grade wahrscheinlich. Die Körner der ersteren aber wären demnach nichts Anderes als »pigmentfreie Pigmentkörner«.

Diese Anschauung hat nichts Befremdliches, da wir durch die Untersuchungen REINKE's wissen, dass »Pigment« und »Pigment-

¹ Eine genaue Messung so kleiner, verschiedenartig gefärbter Elemente ist höchst schwierig, fast unmöglich.

körner« nicht identisch sind, sondern dass ersteres an ein, auch im pigmentfreien Zustande darstellbares Substrat gebunden ist (94, p. 392). REINKE hat bei Salamanderlarven die Körner in den Pigmentzellen des parietalen Bauchfells durch Wasserstoffsuperoxyd entfärbt und das zurückbleibende Substrat nachträglich mit Anilinfarben wieder tingirt¹. Ferner ist daran zu erinnern, dass GALEOTTI (95, p. 476, Taf. XII, Fig. 11) Pigmentzellen aus dem Peritoneum von *Spelerpes* (*Geotriton*) *fuscus* beschrieben hat, welche mit den von mir gefundenen Übergangsformen große Übereinstimmung zeigen. Er beobachtete an ihnen außer den pigmenterfüllten gewöhnlichen Partien »kleine, aus Körnchen bestehende Zweige, welche auf dieselbe Weise angeordnet und von ungefähr derselben Größe sind, wie die Pigmentkörnchen. Sie besitzen keine eigene Färbung, lassen sich aber intensiv mit Fuchsin färben. An den mit den gewöhnlichen Kernfärbungsmitteln behandelten Präparaten des Peritoneum kommen diese Körnchen nicht zur Erscheinung«. Die von GALEOTTI beschriebenen Elemente unterscheiden sich von meinen Objekten hauptsächlich nur dadurch, dass bei ihnen die ganzen Ausläufer in der Regel entweder nur pigmentirte oder nur unpigmentirte Körner enthielten oder dass sich, der Figur nach zu urtheilen, beiderlei derartige Partien ziemlich scharf von einander absetzten, während bei den von mir beobachteten Zellen pigmentirte und unpigmentirte Körner im Allgemeinen mehr durch einander gemischt waren. Ein wesentlicher Unterschied wird jedoch durch diese Differenz wohl nicht begründet.

Das Vorkommen der »unpigmentirten oder farblosen Pigmentzellen« (wie wir nach diesen Erörterungen nun wohl sagen dürfen) in der Epidermis legt den Gedanken nahe, dass diese Elemente mit den sog. »LANGERHANS'schen Zellen« identisch sein möchten. Bekanntlich hat LANGERHANS (68, p. 325) in der Epidermis des Menschen verästelte Zellen gefunden, welche er als Endorgane der in das Epithel eintretenden Nerven auffasste. Von anderen Autoren ist bald darauf gezeigt worden, dass diese Zellen jedenfalls nicht nervöser

¹ REINKE schließt aus gewissen Beobachtungen, dass das schwarze Pigment aus den »kleinen oder größeren Stäbchen, Körnern, Prismen und polygonalen Schollen« »mit leichtem metallischem Glanz« entstehe, welche in der Regel in besonderen »Pigmentzellen« auftreten. Diese sind offenbar mit den auch von Amphibien schon lange bekannten guaninhaltigen Pigmentzellen identisch (LEYDIG, 68, p. 31 u. a. a. O.). Eine solche Entstehung des schwarzen Pigments, die übrigens auch von REINKE mit einer gewissen Reserve vorgebracht wird, ist indessen recht wenig wahrscheinlich, worauf schon FISCHEL (96, p. 729) hinwies.

Natur sind. SERTOLI (74, p. 403) und MERKEL (75, p. 123; 80, p. 165) sprachen vielmehr die Ansicht aus, dass sie »unpigmentirte Pigmentzellen« seien. Es wurde also für sie das Gleiche behauptet, was für die »Körnerzellen« des Coriums oben nachgewiesen wurde; und da ich diese beim Axolotl mit Sicherheit in der Epidermis auffinden konnte, so liegt es wohl nahe, sie als mit den LANGERHANS'schen Zellen identisch anzusehen. Indessen möchte ich diese Auffassung, obwohl sie mir sehr viel für sich zu haben scheint, doch nur als eine Vermuthung bezeichnen, die noch durch weitere Beobachtungen zu stützen sein wird. Es liegt jedoch außerhalb des Rahmens der vorliegenden Untersuchungen, diesen Gegenstand hier weiter zu verfolgen¹.

Außer dem schwarzen oder schwarzbraunen Pigment, das wir bis jetzt allein berücksichtigt haben, kommen, bei den niederen Wirbelthieren namentlich, noch andere Pigmente vor. Es ist daher nothwendig, noch auf die Frage einzugehen, ob die ungefärbten Körner vielleicht mit derartigen Gebilden etwas zu thun haben könnten. Wenn ich selbst zwar die oben beschriebenen Körner nur bei Anwendung bestimmter Färbungen wahrgenommen habe, so könnte man ja doch auf die Idee kommen, sie möchten mit den »weißen« Pigmentkörnern etwas zu thun haben. Schon vor langer Zeit hat LEYDIG (68, p. 30) angegeben, dass bei Amphibien und Reptilien »ein weißes, ebenfalls aus Körnchen gebildetes, nicht irisirendes oder metallisch glänzendes« Pigment vorkomme, von dem er glaubt, dass es mit dem »metallisch glänzenden Pigment von gelbem, weißem, bläulichem oder auch erzfarbenem Schimmer«, das aus Guanin besteht, verwandt sei. Obwohl LEYDIG wiederholt auf dieses Pigment zurückkommt (76a, p. 176; 88, p. 243; 92, p. 453 u. a. a. O.), und auch angiebt, dass es »sich gleich dem braunen oder dunkeln ebenfalls in Netzform ausbreiten kann«, so ist mir nicht

¹ Mehrere Autoren haben die LANGERHANS'schen Zellen als Leukocyten aufgefasst, was wegen der Größenverhältnisse wenig Wahrscheinlichkeit hat. Neuerdings ist LEONTOWITSCH wieder für die nervöse Natur der LANGERHANS'schen Zellen eingetreten, im Wesentlichen nur aus dem Grunde, weil er sie bei angeblich vitaler Färbung (?) mit Methylenblau färben konnte (01, p. 215); einen Zusammenhang mit Nerven konnte er jedoch nicht in genügender Weise darthun, wenigstens so weit ich seine Darstellung beurtheilen muss. Es ist eben doch nicht Alles nervös, was sich mit Methylenblau färbt. Ich bin übrigens ferner fest davon überzeugt, dass LEONTOWITSCH auch Mastzellen des Coriums als Nerven beschrieben hat, was mir seine obigen Angaben in noch zweifelhafterem Lichte erscheinen lässt (vgl. unten p. 302 Anm.). Betreffs der Litteratur über LANGERHANS'sche Zellen vgl. MERKEL (80, p. 159) und LEONTOWITSCH (01, p. 179).

mit voller Sicherheit möglich zu sagen, ob dieses, »ebenfalls aus Körnchen gebildete« Pigment mit den Körnern der pigmentfreien Pigmentzellen etwas zu thun hat, zumal mir eine Abbildung LEYDIG's, welche die feineren Verhältnisse wiedergiebt, nicht bekannt ist. Wahrscheinlich ist es mir aber nicht; sondern ich glaube, so weit ich das Integument anderer Amphibien kenne, dass die Angaben LEYDIG's sich auf wirklich guaninhaltiges Pigment beziehen. Dieses kommt jedoch beim Axolotl anscheinend überhaupt nicht vor. Wie EWALD und KRUKENBERG (82, p. 257 u. 262) gezeigt haben, ist das guaninhaltige Pigment, wie sie es bei anderen Amphibien und Reptilien fanden, beim Axolotl weder mikroskopisch, noch chemisch nachzuweisen; höchstens »könnten Spuren vorhanden sein« (p. 265). Da die eben genannten Autoren feststellten, dass die Guaninkonglomerate sich bei Untersuchung zwischen gekreuzten Nikols als sehr stark doppelbrechend erwiesen, habe ich die von mir gefundenen Körner ebenfalls im polarisirten Lichte untersucht, fand jedoch keine Doppelbrechung. In Folge dessen, wie aus dem Fehlen der chemischen Reaktion (EWALD und KRUKENBERG), ist wohl sicher, dass sie mit dem von LEYDIG beschriebenen »weißen« Pigment nichts zu thun haben¹.

f. Mastzellen (Clasmatocyten).

Als eine weitere Art von Zellen, die im Corium des Axolotls sich vorfinden, sind Elemente zu nennen, die nach ihrem ganzen Verhalten als »Mastzellen« (im Sinne EHRLICH's) aufgefasst werden müssen. Ihr Nachweis ist an die Anwendung bestimmter Färbemethoden gebunden, wodurch gleichzeitig ihre Identität mit den EHRLICH'schen Mastzellen erwiesen wird.

In Präparaten, die mit meiner Dahliamethode gefärbt wurden, fallen an gewissen Stellen der Haut Elemente auf, die durch zweierlei Merkmale sich auf den ersten Blick als von den gewöhnlichen fixen Bindegewebszellen, den schwarzen Pigmentzellen und den farblosen

¹ PROWAZEK giebt an (01, p. 96), dass unter der Cutis des Axolotls zwischen den gewöhnlichen Pigmentzellen »manchmal Zellen mit einer hellen gelblichen Körnelung« vorkommen. »Die Pigmentkörnchen sind hier gröber, größer und formiren oft besondere Pigmentaggregate.« Die letztgenannten Umstände sprechen gegen eine Identität dieser Zellen mit meinen »farblosen« Pigmentzellen. Um was es sich in Wirklichkeit handelt, vermag ich bei der unzureichenden Abbildung und Beschreibung nicht anzugeben. Eben so vermag ich nicht zu entscheiden, ob die »apoplasmatischen Pigmentbildner« der Epidermiszellen (01, p. 94) mit den farblosen Granula der Pigmentzellen identisch sind, da mir über erstere keine ausreichenden Erfahrungen zu Gebote stehen.

Pigmentzellen verschieden erwiesen. Das eine Merkmal ist die scharf hervortretende tiefviolette Färbung; bei stärkerer Vergrößerung erkennt man sofort, dass sie durch die Anwesenheit von zahlreichen, dichtgedrängten, das gesammte Protoplasma erfüllenden Körnchen oder Granula bedingt ist, die im Allgemeinen eine rundliche Gestalt aufweisen. Das zweite Merkmal ist die Gestalt der Zellen, die sie von allen anderen zelligen Elementen des Bindegewebes unterscheidet. Sie bestehen nämlich aus einem relativ kleinen, ovoiden bis spindelförmigen Haupttheile, welcher durch den ebenfalls länglich ovoiden Kern fast ganz ausgefüllt wird (Figg. 20 *mx*, 54 *mx*, 55). Von diesem Zellkörper treten sehr charakteristische Ausläufer ab, deren Zahl ziemlich gering ist und in der Regel nicht mehr als vier beträgt; sie theilen sich dichotomisch, wobei jedoch zwischen zwei Gabelungen meist relativ große, keine Gabelung zeigende Strecken eingeschaltet sind, so dass die distalen Zweige der größeren Ausläufer höchstens aus einer — vom Zellkörper aus gerechnet — zum dritten oder vierten Male wiederholten dichotomischen Theilung hervorgegangen sind. An den Gabelungsstellen sind meistens kleine Protoplasmaansammlungen vorhanden, die als kleine, von schwach konkaven Linien begrenzte Dreiecke erscheinen. Die etwa drehrunden Ausläufer sind größtentheils ziemlich dünn, besitzen jedoch oft ziemlich dicht hinter einander gereihte, rundlich-spindelförmige Auftreibungen und scheinen auch, so weit sich dies, bei der relativ weiten Ausdehnung der Ausläufer, in Schnittpräparaten beurtheilen lässt, mit rundlichen, tröpfchenartigen Anschwellungen zu endigen. Die Zahl der auf einem Querschnitt eines Ausläufers neben einander liegenden Körnchen ist dementsprechend eine sehr wechselnde; gelegentlich findet man ganz feinfädige Partien, deren Durchmesser nur ein bis zwei Körnchen Raum bietet. Niemals habe ich gesehen, dass die einzelnen Zellen durch ihre Ausläufer mit einander in Verbindung treten; sie bleiben stets völlig isolirt. Ihre Größe ist recht beträchtlich; ich maß bei manchen Zellen im Unterhautbindegewebe, wo sie sich oft sehr in die Länge strecken (s. unten), eine maximale Entfernung der äußersten Enden der Ausläufer von 0,36—0,42 mm, also beinahe einen halben Millimeter.

Sehr charakteristisch ist das Verhalten der Zellgranula gegen Farbstoffe. Bei Anwendung meiner Dahliamethode, mit Fixirung der Färbung in Tannin und Brechweinstein, sind sie tiefdunkelviolet gefärbt, bedeutend stärker als das Zellprotoplasma, mindestens eben so dunkel, wenn nicht dunkler, als das Chromatingerüst der Zell-

kerne. Färbt man jedoch mit Dahlia, ohne darauf mit Tannin und Brechweinstein zu fixiren, so färben sich die Zellen, bezw. ihre Granula purpurroth, während die meisten anderen gefärbten Partien des Präparates sich violett färben. Mit Toluidinblau ($\frac{1}{2}\%$ ige wässerige Lösung) erhält man ebenfalls eine deutliche metachromatische Färbung der Granula. Während die Kerne aller Zellen, der Epithelzellen, Bindegewebszellen, Drüsenzellen, Leukocyten etc., und auch der in Rede stehenden Elemente sich blau färben, zeigen die Granula der letzteren eine schöne karminrothe bis purpurne Farbe, eine Nuance, die sich außer ihnen nur noch bei einigen der sackförmigen Hautdrüsen findet¹. Thioninfärbung (0,1—0,2%ige wässerige Lösung) ergab genau die gleichen Resultate, nur dass hier die Granula einen mehr bräunlichrothen Ton, wie er etwa dem sog. »Indischroth« entspricht, annahmen; und eben so das sog. »polychrome Methylenblau« UNNA's², das jedoch den Körnchen eine dunkelviolettrothe Farbe verlieh. Bei allen bisher erwähnten Färbungen lässt die nächste Umgebung der Zellen sehr häufig dieselbe röthliche Metachromasie erkennen, was schon EHRLICH und anderen Autoren bei verschiedenen Methoden aufgefallen war (EHRLICH und LAZARUS 01, p. 92). Bei Anwendung des EHRLICH-BIONDI'schen Gemisches traten die Granula in dem sonst größtentheils roth gefärbten Präparate durch ihre hell-grünlichblaue Farbe hervor. Besonders bemerkenswerth ist, dass in Orceinpräparaten die Granula ebenfalls eine ganz auffallende Metachromasie zeigten. Während die elastischen Fasern durch ihre tief braunrothe Farbe sich abheben und andere Gewebs-elemente, so weit sie überhaupt tingirt sind, die gleiche Farbe in ganz

¹ Es ist von Interesse, dass sich nicht alle Hautdrüsen roth färben, und dass bei manchen, welche, abgesehen von den blauen Zellkernen, selbst ungefärbt sind, nur die in die Epidermis sich vorwölbenden Sekretmassen, welche die ersten Anlagen der Ausführungsgänge darstellen, einen rothen Ton angenommen haben. Dies spricht sehr dafür, dass nur ganz bestimmte Modifikationen des Sekrets die für »Mucin« charakteristische Metachromasie zeigen. Wie HOYER (90, p. 361) nachgewiesen hat, giebt reines frisches Mucin diese Reaktion überhaupt nicht, was ja auch darauf hindeutet, dass nur gewisse »mucinogene« oder bei der Konservirung aus dem Mucin entstandene Körper die »Reaktion« erkennen lassen. Auch bei Färbung mit Thionin oder »polychromem Methylenblau« färben sich nur einzelne Sackdrüsen, bezw. in die Epidermis vorgewölbte Sekretmassen derselben roth. Die LEYDIG'schen Zellen blieben bei Anwendung aller erwähnter Farbstoffe farblos, abgesehen natürlich von den blauen Kernen.

² Wie ganz kürzlich von MICHAELIS (01, p. 767) gezeigt wurde, ist der in UNNA's polychromem Methylenblau hauptsächlich metachromatisch wirksame Farbstoff das sog. »Methylenazur«, nicht »Methylenroth«, wie UNNA meinte.

blasser Nuance aufweisen, besitzen die Granula einen, je nach der Färbungsintensität verschiedenen, aber stets ganz deutlichen und oft außerordentlich scharf sich abhebenden tief indigoblaunen Farbenton¹.

Toluidinblau, Thionin, polychromes Methylenblau und Orcein ergaben also alle eine deutliche Metachromasie der Granula, die bei den üblichen, hauptsächlich als Kernfärbungen verwandten Karmin- und Hämatoxylinfärbungen ungefärbt bleiben und bei anderen Färbungen, wie Eosin, Osmium-Holzessig etc. sich nicht von anderen Elementen differenzieren lassen.

Aus allem Diesem ergibt sich, dass die in Rede stehenden Zellen von den fixen Bindegewebszellen sowohl, wie von den farblosen Pigmentzellen deutlich und wesentlich verschieden sind: von beiden durch die Gestalt und die Art der Verzweigung, von den ersteren außerdem durch den Besitz der Granula, von den letzteren durch die charakteristische, bei Anwendung gewisser Farbstoffe eintretende Metachromasie, welche bei den Granula der farblosen Pigmentzellen niemals eintritt. Dass sie mit den EHRLICH'schen »Mastzellen« identisch sind, geht ebenfalls aus dem Gesagten hervor, worauf ich alsbald zurückkommen werde.

Die Häufigkeit des Vorkommens dieser »Mastzellen« in der Haut des Axolotls ist in den verschiedenen Schichten recht ungleich.

Sehr häufig sind sie in dem lockeren Unterhautbindegewebe, das Muskulatur und innere Coriumlage verbindet; man wird, auch mit stärkeren Trockenlinsen (z. B. SEIBERT, Obj. 5, Oc. I)², kaum einen Schnitt durch diese Lage durchmustern können, ohne fast stets Theile von Mastzellen und darunter meist einen zugehörigen Kern im Gesichtsfelde aufzufinden. Entsprechend der parallel zur Hautoberfläche verlaufenden Hauptausdehnung des Unterhautbindegewebes, und in Zusammenhang mit der schon früher erwähnten Hauptrichtung der Bindegewebsbündel und der elastischen Fasern in dünneren Schichten des Unterhautbindegewebes verläuft auch die Hauptebene, in welcher die Fortsätze der Mastzellen sich in ihm ausbreiten, parallel zur Hautoberfläche; man hat desshalb hier in Flächenschnitten die schönste Gelegenheit, einzelne Mastzellen, trotz ihrer bedeutenden Größe, fast vollständig in einem Schnitte übersehen zu können, da eben ihre Fortsätze fast ganz in einer Ebene verlaufen (Fig. 20 *mx*). Auf senkrechten Hautschnitten trifft man natürlich im Unterhautbinde-

¹ So viel mir bekannt, ist bei Orceinfärbungen eine solche Metachromasie noch nicht beobachtet worden.

² Der Durchmesser des Gesichtsfeldes beträgt hierbei ca. 0,3 mm.

gewebe ebenfalls stets Mastzellen an, doch kann man sich hier keine so gute Vorstellung von ihrer Ausdehnung und der Art ihrer Verzweigung bilden, wie aus Flächenschnitten. Wie schon oben erörtert, fand ich im Unterhautbindegewebe Mastzellen, deren größter Längsdurchmesser 0,36—0,42 mm betrug; der Querdurchmesser dieser lang ausgezogenen Zellen war natürlich meist ein bedeutend geringerer. Häufig verlaufen ihre Ausläufer hier entlang den Blutgefäßen und Nerven, und zwar ist beides gleich oft zu beobachten; auch die Verzweigungen der Pigmentzellen werden nicht selten von ihnen begleitet und durchflochten.

In der inneren Coriumlage habe ich Mastzellen niemals angetroffen; in der mittleren Lage dagegen sind sie stellenweise wieder recht zahlreich. In den tieferen Schichten derselben, oder besser gesagt, überall da, wo die Bindegewebsbündel ein dichteres Flechtwerk bilden, habe ich sie fast stets vermisst, während sie in den äußeren, lockeren Partien in ziemlich beträchtlicher Menge, wohl ungefähr eben so häufig wie im Unterhautbindegewebe, verbreitet sind. Ihre Ausläufer sind hier (Fig. 54 *mx*) nach allen Richtungen des Raumes gerichtet, namentlich aber scheinen viele von ihnen der äußeren Coriumlage zuzustreben. Unter dieser biegen sie oft um, und verlaufen dann eine Strecke weit parallel zu ihr. Niemals jedoch sah ich sie in die äußere Coriumlage oder gar in die Epidermis eintreten: in beiden fehlen sie vollständig.

In den Flossensäumen sind die Mastzellen nicht selten. Man findet sie in dem gallertigen Gewebe häufig den die Flosse quer durchsetzenden Bindegewebsbündeln angeschmiegt. Im Corium der Flossensäume fehlen sie dagegen vollständig.

Ich habe oben schon vorweggenommen, dass die in Rede stehenden Zellen mit den »Mastzellen« EHRlich's identisch sind; für jeden, der die Litteratur hierüber kennt, wird dies aus der Beschreibung sofort hervorgehen. Da jedoch diese im Bindegewebe der Wirbelthiere¹ anscheinend sehr verbreiteten Elemente in den Lehrbüchern der Histologie meist sehr vernachlässigt werden², und

¹ Ob die bei Mollusken vorkommenden Zellen, welche man als »Plasmazellen« (BROCK, 83) und »LEYDIG'sche Zellen« (CUÉNOT, 92) bezeichnet hat, wirklich »Mastzellen« sind, wie HENNEGUY (96, p. 234) meint, bedarf genauerer Untersuchung; das Gleiche gilt für die von PHISALIX (00, p. 179) im Unterhautbindegewebe der Cephalopoden beobachteten »Clasmatocten«.

² Obwohl ich eine ganze Anzahl histologischer Lehrbücher durchgesehen habe (BERGH, BÖHM-DAVIDOFF [1. Aufl.], FOL, KÖLLIKER, RAWITZ, STÖHR [3. Aufl.], TOLDT [3. Aufl.]), habe ich fast stets nur so kurze Beschreibungen der

desshalb bei Zoologen vielfach noch wenig gekannt sind, dürfte es nicht überflüssig sein, etwas näher auf den Begriff »Mastzellen« einzugehen, zumal auch noch andere Bezeichnungen für sie gebraucht werden oder gebraucht wurden und zeitweise eine ziemliche Verwirrung in der Terminologie herrschte.

Nachdem zuerst und unabhängig von einander v. RECKLINGHAUSEN (63, p. 157 ff.), KÜHNE (64, p. 112) u. A.¹ Bindegewebszellen beschrieben hatten, die sich »durch die grobkörnige Beschaffenheit, ihr trübes Aussehen im durchfallenden, und ihr glänzend weißes Aussehen im auffallenden Lichte« auszeichnen (KÜHNE, l. c.), widmete vor Allem WALDEYER den »großen protoplasma-reichen Bindegewebszellen« eingehendere Beachtung (75, p. 186). WALDEYER wies namentlich darauf hin, dass derartige Zellen im Bindegewebe allgemein verbreitet sind und häufiger, als man bis dahin angenommen hatte, vorkommen; er bezeichnete sie »im Gegensatze zu den platten protoplasmaarmen Zellen des Bindegewebes« (WALDEYER, 95, p. 751) als »Plasmazellen«. Ferner glaubte er diese Elemente zusammen »mit den Zellen der sogenannten Zwischensubstanz des Hodens, den Zellen der Steiß- und Carotidendrüsen, der Nebennieren, des Corpus luteum und mit den Deciduaellen« zu einer großen, durch gewisse räumliche Beziehungen zum Blutgefäßsystem charakterisirten Gruppe vereinigen zu müssen, für die er den Namen »perivasculäres Zellgewebe« einführte (75, p. 193). Denn er hatte beobachtet, dass die »Plasmazellen« sich vor Allem in der Umgebung der Gefäße ausbreiten. Diese Zusammenfassung erwies sich indessen als nicht berechtigt. EHRLICH zeigte nämlich (77, p. 263), dass die »Plasmazellen« WALDEYER's bei Anwendung gewisser Anilinfarben, vor Allem Dahlia, in großer Klarheit und charakteristischer metachromatischer Färbung hervortreten, während die Parenchymzellen der Nebenniere, der Zwischensubstanz des Hodens etc. nicht in dieser Weise reagierten. Dagegen bestätigte er, dass die Verbreitung der betreffenden Zellen mit der Gefäßvertheilung im Zusammenhang stehe (77, p. 273), dass die Fortsätze der »spindelförmig« gestalteten Zellen »Verschmälerungen und Auftreibungen zeigen« und dazu neigen, mit einander zu verschmelzen (p. 271), und wies nach, dass die ihre Färbung bedingenden Körnchen nicht fettiger Natur sein können, was nach Äußerungen von WALDEYER und FLEMMING (76, p. 460) als naheliegend erachtet werden konnte. Später schien es ihm, dass die Zellen »die Neigung haben, sich besonders an den Stellen zu lokalisiren, an denen das Bindegewebe sich gegen irgend welche präformirte Fläche oder Röhre absetzt«, und dass ihre Verbreitung nicht nur an den Verlauf der Blutgefäße gebunden sei (79a, p. 168 und 91, p. 3). Er glaubte ferner nachweisen zu können, »dass diese Elemente nicht von den weißen Blutkörperchen oder ihren von ZIEGLER geschilderten Metamorphosen deriviren, sondern dass sie sich aus den fixen Bindegewebszellen entwickeln« in Folge lokaler Steigerung der Ernährungsbedingungen. Er sah

»Mastzellen« gefunden, dass man daraus kaum eine Vorstellung von ihnen gewinnen konnte. Eine gute Darstellung und eine Abbildung findet man dagegen bei HENNEGUY (96, p. 229). Nicht ganz klar sind die Verhältnisse in dem Lehrbuch der Histologie von SCYMONOWICZ (Würzburg 1901) geschildert, welcher aber doch wenigstens einigermaßen auf den Gegenstand eingeht.

¹ Eine Zusammenstellung der älteren Autoren findet sich bei WALDEYER (75).

dementsprechend die »granulirten Zellen«, wie er die Plasmazellen WALDEYER's nun auch nannte, »gewissermaßen als Produkte der Mästung der Bindegewebszellen« an und bezeichnete sie »dementsprechend als Mastzellen«. Diese Anschauungen EHRLICH's wurden dann eingehender begründet durch seinen Schüler WESTPHAL, der hauptsächlich die Mastzellen des Frosches untersuchte, während EHRLICH sich zumeist auf pathologisch-anatomisches Material gestützt hatte (WESTPHAL, 80, EHRLICH, 91). In weiteren Publikationen bezeichneten EHRLICH und seine Schüler diejenigen Granulationen, welche durch die Reaktion auf Dahlia und andere sog. »basische« Anilinfarben charakterisirt seien, als » γ -Granulationen« (Mastzellenkörnung), zum Unterschied von gewissen anderen, hauptsächlich in Elementen des Blutes und der blutbereitenden Organe beobachteten Granulabildungen (EHRLICH, 80, SPILLING, 80; vgl. auch EHRLICH, 91, p. 45 u. 58)¹.

Für die Kenntnis der morphologischen Verhältnisse der Mastzellen haben die späteren Untersuchungen den Beobachtungen EHRLICH's nicht viel Wesentliches hinzugefügt. Wohl aber wurden mannigfache Versuche unternommen, die physiologische Bedeutung der Zellen noch weiter aufzuklären. So kam KORYBUTT-DASZKIEWICZ zu der merkwürdigen, natürlich unhaltbaren Vorstellung, in den, zwischen den überwinternden Nervenfasern des Frosches vorkommenden »Bildungs- oder Plasmazellen (WALDEYER) diejenigen Gewebelemente zu erkennen, welche der Neubildung der peripherischen Nervenfasern zu Grunde liegen« (78, p. 1). RAUDNITZ dagegen »glaubte der Vermuthung Raum geben zu dürfen, dass es sich in den Mastzellen um mucinös degenerirte Zellen handelt« (83, p. 230); er »stützt sich dabei auf die Thatsache, dass die Mehrzahl der übrigen Gewebe und Gewebsflüssigkeiten, für die er eine Rothfärbung durch »Violett B« nachweisen konnte, Mucin enthalten und letzteres selbst dieselbe Reaktion giebt«. Dieser Anschauung trat NORDMANN (85, p. 107 u. 179)² entgegen, während später wieder HOYER bei Anwendung der das Mucin metachromatisch färbenden Farbstoffe »keine fundamentalen Unterschiede zwischen dem tinktoriellen Verhalten der Mastzellengranula und des Mucins fand, sondern nur graduelle« (90, p. 358). »Je kompakter und reiner die untersuchte Mucinmasse ist, desto mehr stimmt sie in ihrem Verhalten mit den Mastzellengranulis überein.« Trotzdem möchte er »die völlige Identität beider Stoffe nicht absolut behaupten«, sondern hält es »für nothwendig, diese Frage zum Gegenstande einer gesonderten sorgfältigen Untersuchungsreihe zu machen, bevor das letzte Wort gesprochen wird«. Bemerkt sei noch, dass HOYER zuweilen die nächste Umgebung der Zellen gleichfalls metachromatisch gefärbt fand, eine Thatsache, welche ich ebenfalls oft beobachtete (s. p. 286).

NEUMANN ist ebenfalls der Ansicht, dass die granulirten »Plasmazellen«, wie er, im Anschluss an WALDEYER, die »Mastzellen« noch nennt, »aus den gewöhnlichen Bindegewebszellen hervorgehen« (85, p. 25); sie erscheinen nach seiner Meinung »überall dort, wo fibrilläre Bindegewebelemente in erhöhter und

¹ In der Mittheilung, in welcher EHRLICH zuerst die Bezeichnungen α , β etc. -Granulationen einführt (79, p. 571; 91, p. 5), sind die γ -Granulationen gar nicht genauer erläutert. Überhaupt sind leider die älteren Untersuchungen EHRLICH's wenig übersichtlich dargestellt, was sicherlich einer rascheren Verbreitung hinderlich war.

² Ich citire nach HOYER, da mir die Arbeit NORDMANN's nicht zugänglich ist.

produktiver Lebensthätigkeit begriffen sind« (p. 24). Und zwar ist es »das lockere fibrilläre Bindegewebe, welchem die Plasmazellen zu eigen sind« (p. 7); speciell für die Haut wird hervorgehoben, dass »stark verfilzte Partien der Cutis frei von Plasmazellen sind, während sie sonst gerade in diesem Gewebe sehr häufig sind«.

Auch ROSENHEIM (86), welcher das Vorkommen der Mastzellen in der Begleitung peripherer Nerven eingehend studirte, sprach sich dahin aus, »dass die Vermehrung der Mastzellen von der Überernährung, wie sie das Bindegewebe z. B. im Entzündungsprocess erfahren soll, abhängig sei«¹.

Um diese, zuerst von EHRLICH (s. o.) ausgesprochene Anschauung, dass die »Mastzellen« durch eine »Mästung« oder »Übernährung« der Bindegewebszellen entstünden, zu prüfen, untersuchte BALLOWITZ (91) Individuen von *Vesperugo noctula* K. et Blas. vor Beginn des Winterschlafes, also »im Zustande äußerster Mästung«, und nach demselben, der künstlich noch etwas verlängert worden war, nach einer Hungerperiode von im Ganzen 5–6 Monaten. Er kam hierbei zu dem bemerkenswerthen Resultate, dass bei den im Frühling getödteten Thieren »weder in der Zahl, noch in der Größe der Zellen, noch in ihrem Körnchenreichthum eine merkliche Veränderung« zu erkennen war, und dass desshalb »die Bildung der Granula mit einer »Übernährung« der Zelle nicht in Beziehung gebracht werden kann«. Es ergab sich damit auch die Bezeichnung »Mastzellen« als »eine wenig zutreffende«, wie auch schon von anderer Seite betont worden war.

Eine recht störende Verwirrung wurde in die Frage der »Plasmazellen« und »Mastzellen« durch UNNA eingeführt, die allerdings nur zum Theil durch ihn verschuldet war. WALDEYER hatte anscheinend, als er den Begriff »Plasmazellen« aufstellte, auch noch andere Elemente darunter verstanden, als diejenigen, welche, nach den späteren Untersuchungen EHRLICH's, eine typische Metachromasie ihrer Granula zeigen. Da WALDEYER's Untersuchung in eine Zeit fiel, wo die Färbetechnik noch in ihren Anfängen steckte, war dies begreiflich und verzeihlich. Nachdem nun aber dann die folgenden Autoren unter »Plasmazellen« hauptsächlich die letzterwähnten, sich metachromatisch färbenden, granulirten Elemente verstanden hatten, war es verwirrend, als nun UNNA für eine gewisse Art von Zellen, die möglicherweise auch zu dem ursprünglichen, irrtümlich etwas weit gefassten Begriffe der WALDEYER'schen »Plasmazellen« gehörten, diesen Namen gebrauchte und ihn dem Terminus »Mastzellen« gegenüber stellte. Sachlich war diese Gegenüberstellung durchaus gerechtfertigt, da die UNNA'schen »Plasmazellen« sich vor Allem durch das Fehlen der Granula und demgemäß auch durch den Mangel der metachromatischen Färbung bei Anwendung sogenannter basischer Farben von den EHRLICH'schen »Mastzellen« unterschieden². Da aber in den letzten Publikationen vor UNNA diese beiden Termini vielfach als synonym gebraucht worden waren, so wäre es zweckmäßig gewesen, wenn UNNA für die von ihm genauer studirten Elemente einen neuen Terminus ein-

¹ Citirt nach BALLOWITZ (91, p. 139), da mir die Arbeit von ROSENHEIM nicht zugänglich ist. Bei BALLOWITZ findet sich eine gute Übersicht über die Litteratur von EHRLICH's Arbeiten an.

² Ohne mich auf eine genauere Diskussion hier einzulassen, möchte ich doch der Erwägung Raum geben, ob nicht die UNNA'schen Plasmazellen ähnliche Elemente sein könnten, wie die oben beschriebenen subcutanen Zellen und Zellennester, die doch wohl nur in besonderer Entwicklung begriffene Bindegewebszellen darstellen.

geführt hätte, statt auf »Plasmazellen« zurückzugreifen. Denn so wurde durch seine und eine ganze Anzahl nachfolgender Arbeiten eine Unklarheit geschaffen, indem nun unter dem Namen »Plasmazellen« in der Litteratur zwei verschiedenartige Elemente figurirten.

Es ist WALDEYER's Verdienst, diese Verwirrung wieder einigermaßen geklärt zu haben, indem er nachwies, dass die Elemente, welche er in erster Linie als »Plasmazellen« bezeichnet hatte, »durchweg die EHRLICH'sche Mastzellenreaktion zeigten«, und von dem, was UNNA unter Plasmazellen versteht, durchaus verschieden sind. Er ist daher der Ansicht, dass es am zweckmäßigsten sei, den Namen »Plasmazellen« »wenigstens für die Zellgruppe, für welche er ihn 1875 eingeführt hatte, aufzugeben« und für die durch die Metachromasie charakterisirten Elemente, welche allerdings mit seinem Begriffe der im Bindegewebe zerstreuten »Plasmazellen« sich annähernd decken, den von EHRLICH eingeführten Namen »Mastzellen« beizubehalten; obwohl er dahingestellt sein lässt, »ob der letztere Name passend gewählt war«. Dieser Vorschlag scheint im Allgemeinen Anklang gefunden zu haben. Dass der Name »Plasmazellen« nun namentlich in der dermatologischen und pathologisch-anatomischen Litteratur im UNNA'schen Sinne weiter beibehalten wird, scheint mir dagegen wenig zweckmäßig; doch ist das ein Punkt, dessen Erörterung ich den betheiligten Kreisen überlassen möchte.

Eine weitere Komplikation in der Frage der »Plasmazellen« oder »Mastzellen« wurde dann durch RANVIER herbeigeführt. Gegen die erste Publikation WALDEYER's verhielt sich RANVIER ziemlich ablehnend (75/82, p. 348). Ungefähr ein Jahrzehnt später jedoch beschrieb er selbst Elemente, die zweifellos mit den »Plasmazellen« WALDEYER's, bzw. den »Mastzellen« EHRLICH's identisch sind. Im großen Netz der Säugethiere, dem Mesenterium von Anuren und Urodelen und in anderen dünnen Bindegewebsmembranen der Wirbelthiere fand er, bei Fixirung mit 1%iger Osmiumsäure und Färbung mit Methylviolett 5 B, große spindelförmige oder baumförmig verzweigte Zellen, welche sich roth-violett färbten, während ihre Kerne einen schwächeren blauen Ton annehmen; ihre Fortsätze, die sich wieder verzweigen können und sich mit denen anderer Zellen nicht verbinden, zeigen Anschwellungen und Einziehungen und enthalten in ersteren dicht gedrängte rundliche Granulationen. Die Einziehungen können sehr fein werden und durchreißen, so dass die mit Granulationen erfüllten Partien in der Nähe der Zellen als selbständige Körnchenhaufen liegen bleiben; durch diese Fragmentirung werde eine eigenartige »sekretorische« Thätigkeit der Zellen dokumentirt, welche er als »Clasmatose« bezeichnet, während er den Zellen selbst den Namen »Clasmatocyten« beilegt. Obwohl an ihnen im Leben keinerlei Bewegungen wahrzunehmen sind, entstehen sie, nach seiner Ansicht, dennoch aus Leukocyten, welche die Blutgefäße verlassen haben¹ (90, p. 105; 91, p. 169; 92, p. 11 u. 38). Im Wesentlichen im Anschluss an RANVIER konstatirte PHISALIX-PICOT das Vorkommen der »Clasmatocyten« in der Haut des Landsalamanders und seiner Larven (00a, p. 178; 00b, p. 20).

¹ Dies folge aus der Beobachtung von Zwischenstadien, welche indessen, so viel ich sehe, nirgends durch eine Abbildung erläutert werden, wie überhaupt RANVIER in seinen früheren Arbeiten meines Wissens nicht eine einzige Figur seiner »Clasmatocyten« publicirt hat. Die neueste Publikation RANVIER's (1900) war mir nicht zugänglich. Nach den mir vorliegenden Referaten scheint sie im Wesentlichen die früheren Angaben zu wiederholen.

Aus der Beschreibung RANVIER's scheint mir ohne Weiteres hervorzugehen, dass seine »Clasmatocyten« mit den »Mastzellen« durchaus identisch sind. Trotzdem geht RANVIER über diese Frage mit einer gewissen Oberflächlichkeit hinweg; und obwohl er, abgesehen von dem angeblichen leukocyitären Ursprung der »Clasmatocyten«, nichts Neues beibringt, beschreibt er Alles wieder ausführlich und behandelt die Angaben von WALDEYER, EHRLICH und RAUDNITZ nur in einer Anmerkung, aus welcher nicht einmal mit voller Sicherheit zu ersehen ist, ob er »Clasmatocyten« und »Mastzellen« für identisch hält. Dass diese in der That nicht identisch seien, behauptet mit Bestimmtheit HENNEGUY (96, p. 232); doch scheinen mir die beigebrachten Gründe wenig stichhaltig. Denn ich kann, nach meinen eigenen Beobachtungen, die ich auch auf das Mesenterium und die Serosa der Leber vom Axolotl ausdehnte, weder wesentliche Größenunterschiede finden, noch bestätigen, dass »Clasmatocyten« (des Mesenteriums) und »Mastzellen« in verschiedener Weise zerfallen. Ob überhaupt ein solcher Zerfall stattfindet, scheint mir an sich noch fraglich. Auch von den deutschen Autoren war mehrfach angegeben worden, dass sich in der Umgebung der »Mastzellen« isolirte Granula oder Granulähäufchen vorfinden, so von EHRLICH (77, p. 271) und WESTPHAL (80, p. 22; auch bei EHRLICH, 91, p. 30). Dem gegenüber bemerkte jedoch schon BALLOWITZ (91, p. 141), es sei viel wahrscheinlicher, »dass die isolirte Lage der Granulähäufchen nur eine scheinbare ist, dass die Körnchen sich vielmehr innerhalb vorgeschobener, zarter Zellfortsätze befinden. Die vielleicht fein ausgezogenen protoplasmatischen Stränge, welche die Körnchenhaufen mit der Zelle in Zusammenhang setzen, kann man nur nicht erkennen in Folge der maximalen Entfärbung des Präparates. Bisweilen sind diese Verbindungsbrücken noch durch Einlagerung vereinzelter Körnchen nachweisbar.« Dieser Auffassung von BALLOWITZ kann ich nur durchaus beipflichten. Auch ich konnte das Gleiche feststellen, insbesondere bei Anwendung meiner Dahliamethode mit nachfolgender Fixirung der Färbung, wobei die Mastzellen sehr stark gefärbt bleiben. Die Angabe RANVIER's ist ferner vielleicht theilweise dadurch zu erklären, dass er die von ihm untersuchten dünnen Membranen, wie Netz, Mesenterium etc. bei der Konservirung mit Osmiumsäure über ein Deckgläschen zu spannen pflegt (90, p. 103), wodurch möglicherweise die feineren Ausläufer der Zellen vielfach durchrissen werden. Jedenfalls dürften die bisher hierüber vorliegenden Angaben nicht ausreichen, einen Unterschied zwischen Mastzellen und Clasmatocyten zu begründen.

Neuerdings ist JOLLY zu der von vorn herein wenig wahrscheinlichen Ansicht gekommen, dass zwar bei den Säugethieren Mastzellen und Clasmatocyten verschiedene Elemente darstellten, dass dagegen bei den Amphibien Mastzellen und Clasmatocyten identisch seien (00, p. 609). Dieser Anschauung scheinen sich STASSANO und HAAS anzuschließen, welche auch durch Experimente an Fröschen die Richtigkeit der Auffassung EHRLICH's von der Funktion der Mastzellen beweisen zu können glauben¹ (00, p. 807).

Auch das, was über den Ursprung von Mastzellen und Clasmatocyten angegeben wird, ist bis jetzt wenig ausreichend. Denn wenn EHRLICH meint, dass die Mastzellen aus fixen Bindegewebszellen entstehen, während RANVIER

¹ Die widerprechenden Angaben von BALLOWITZ (s. o.) werden von diesen Autoren nicht angeführt, wie überhaupt die meisten französischen Autoren fast stets nur auf RANVIER zurückgreifen und andere Arbeiten fast völlig unberücksichtigt lassen.

die Clasmatoocyten auf Leukocyten zurückführt, so ist das ein Gegensatz, der um so eher auf einem Irrthum des einen oder des anderen, oder beider Beobachter beruhen kann, als die beigebrachten Argumente beider Forscher zu einer definitiven Entscheidung dieser Frage bis jetzt keineswegs ausreichend sein dürften. Es kommt dazu, dass neuerdings auch EHRLICH von seiner früheren Anschauung der Entstehung der Mastzellen aus fixen Bindegewebszellen zurückgekommen zu sein scheint, wodurch der Gegensatz ohnehin abgeschwächt wird¹.

Von besonderem Interesse für die Frage nach der Entstehung der Mastzellen dürfte eine Beobachtung REINKE's sein, der bei solchen Zellen aus dem »Bindegewebe des Salamanders« — von welchem Orte, ist nicht angegeben — Mitosen fand (94, p. 833). Diese Thatsache, welche beweist, dass die Mastzellen eine besondere Zellenart darstellen, scheint mir sehr gegen die Anschauungen RANVIER's zu sprechen, sowohl hinsichtlich der Entstehung wie der Funktion »Clasmatose«².

Ich glaube nach alledem, dass ein Unterschied zwischen Mastzellen und Clasmatoocyten nicht besteht, sondern dass beide das Gleiche sind.

Angaben über das Vorkommen der Mastzellen speciell im Corium von Urodelen finden sich nur bei PHISALIX für *Salamandra maculosa* und deren Larven (00a, p. 178 u. 00b, p. 20), wo die »Clasmatoocyten«, wie sie im Anschluss an RANVIER genannt werden, nicht nur mit Methylviolett 5 B, sondern auch mit Thionin und polychromem Methylenblau deutliche Metachromasie zeigten. Schon früher hatte FLEMMING (97a, p. 478) im Bindegewebe der Kiemenplättchen und des Schwanzflossensaumes verästelte Zellen angetroffen, »welche dicht mit Körnchen beladen sind, die bei der Färbung mit polychromem Methylenblau rothe Tinktion« angenommen hatten. »Ob dies fixe Zellen oder sämtlich verästelte kriechende Elemente (Clasmatoocyten RANVIER's) sind«, sollte indessen »einstweilen dahingestellt bleiben«. Schließlich mag noch erwähnt werden, dass die Mastzellen beim Axolotl von HERRICK und COGILL (98) zwar gefunden, aber als Ganglienzellen gedeutet worden sind. Ein Vergleich der Figuren der amerikanischen Autoren (Figg. 33, 36, 37) mit den meinigen (Figg. 20 u. 54 *mx*) dürfte dies ohne Weiteres darthun (vgl. unten p. 301).

Nach dieser Übersicht über die wichtigste Litteratur dürfte es keinem Zweifel unterliegen, dass die stark granulirten, sich mit basischen Anilinfarben metachromatisch färbenden, verästelten Zellen aus dem Unterhautbindegewebe und dem Corium des Axolotls identisch sind mit denjenigen Elementen, welche WALDEYER (1875) als »Plasmazellen«, EHRLICH als »Mastzellen«, RANVIER als »Clasmatoocyten« bezeichnet haben.

¹ Vgl. EHRLICH und LAZARUS (01, p. 111): »Wir werden nicht fehlgehen, wenn wir auf Grund dieser Ergebnisse die Mastzellen des Blutes ausschließlich vom Knochenmark ableiten und ihre Herkunft nicht im Bindegewebe vermuthen, selbst wenn sie hier excessiv vermehrt sind.«

² Auch diese Angabe REINKE's wird von den französischen Autoren nicht erwähnt. Ob sie RANVIER in seiner neueren Arbeit anführt, kann ich nicht angeben, da ich dieselbe nicht einsehen konnte.

Es ist hier nicht meine Aufgabe, die Frage nach der Bedeutung und der Entstehung dieser Elemente noch weiter zu erörtern. Beide Punkte scheinen mir der genaueren Untersuchung dringend bedürftig zu sein. Nur das möchte ich hervorheben, dass, wie schon früheren Beobachtern, auch mir der Name »Mastzellen« wenig glücklich gewählt zu sein scheint. Denn dass diese Elemente durch besondere »Mästung« irgend welcher anderer Zellen entstehen, halte ich, nach den vorliegenden Beobachtungen, für ausgeschlossen. Insbesondere sprechen die Feststellungen von BALLOWITZ an winterschlafenden Fledermäusen, die mir auch durch die wenigen Angaben von STASSANO und HAAS nicht entkräftet zu werden scheinen, entschieden hiergegen; und auch die Thatsache, dass die Mastzellen normalerweise schon bei Larven von Amphibien auftreten (FLEMMING, PHISALIX, ich) und dass sie sich mitotisch theilen (REINKE), dürften einer solchen Auffassung wenig günstig sein¹.

Für die vorliegenden Untersuchungen handelte es sich vor Allem darum, festzustellen, dass sie überhaupt im Corium des Axolotls vorkommen und dass sie keinen Anlass geben können, die von mir beobachteten Zellverbindungen in Frage zu ziehen, da sie vor Allem niemals in die Außenlage des Coriums eintreten.

g. Leukocyten.

Dass Leukocyten im normalen Coriumgewebe vorkommen, ist eine seit Langem bekannte Thatsache, die auch speciell für die Amphibien wiederholt festgestellt wurde. Der Vollständigkeit halber sei auch hier Einiges darüber kurz mitgeteilt. Es handelt sich dabei fast ausschließlich um die mittlere Coriumlage des Rumpfes und das Gallertgewebe der Flossensäume. Doch muss ich mich darauf beschränken, die verschiedenen Formen, die ich fand, nur kurz anzuführen; mit der Frage jedoch, in wie weit sie eventuell in einander übergehen können, kann ich mich hier nicht beschäftigen. Dass ein solcher Übergang einer Form in die andere möglich sei,

¹ Nach den übereinstimmenden Angaben mehrerer Beobachter, mit denen meine eigenen Befunde übereinstimmen, kommen die Mastzellen vorwiegend im lockeren Bindegewebe vor. Da, wie oben gelegentlich angeführt, die gallertige Grundsubstanz in den Flossensäumen und in der mittleren Coriumlage eine schwache Metachromasie mit basischen Anilinfarben ergibt, die wohl auf einem Mucingehalt beruht, so liegt vielleicht der Gedanke nahe, die Mastzellen könnten mit dessen Erzeugung etwas zu thun haben.

scheint mir allerdings auch aus meinen Beobachtungen hervorzugehen¹.

Sehr häufig finden sich im Corium mehrkernige, granulafreie Leukocyten. Ich traf diese Form, die übrigens auch in den Blutkapillaren der Haut vorkommt, in allen Schichten der mittleren Coriumlage; doch schien es mir, als ob sie in deren äußeren, lockeren Partien zahlreicher seien, als in den inneren (Figg. 13 l, 54 l). Ihre äußeren Umrisse sind recht mannigfaltig. Meist ist der Körper nur wenig in die Länge gestreckt und zeigt dann in der Regel kleine spitze Pseudopodien, die sich häufig zu mehreren von größeren Fortsätzen erheben (Fig. 13 l). Mitunter traf ich jedoch auch Formen, welche mehr längsgestreckt waren und dann mehrere fingerförmige, mit buckeligen Erhebungen versehene, lobose Pseudopodien besaßen (Fig. 56); sie schienen während lebhafter Kriechbewegung fixirt worden zu sein. Die Kerne sind meist zu drei bis viere in jedem dieser Leukocyten vorhanden; mehrfach wurde neben den drei bis vier größeren, unter einander nicht völlig gleich großen Kernen ein erheblich kleineres Kernfragment angetroffen (Fig. 56). Die Kerne besitzen ziemlich zahlreiche, oft langgestreckte und anscheinend zum großen Theil der Kernmembran anliegende Chromatinbrocken. Das Protoplasma, dessen feinere Struktur hier unberücksichtigt bleiben soll, ist frei von Granulationen.

Außer diesen mehrkernigen kamen mir, allerdings bedeutend seltener, auch einkernige granulafreie Leukocyten zu Gesicht. Diese Formen besaßen sehr lange lobose Pseudopodien und erweckten ebenfalls den Eindruck, dass sie mitten in lebhafter Kriechbewegung fixirt worden waren. Der Kern ist anscheinend von gleichem Baue, wie die einzelnen Kerne der mehrkernigen Leukocyten, kann jedoch auch gelppte Umrisse besitzen. Das Protoplasma enthält im Allgemeinen keine Granulationen; doch traf ich gelegentlich vereinzelt kleine Granula, die mit Dahlia nur wenig stärker gefärbt worden waren als das Protoplasma, und außerdem in einigen Fällen ebenfalls ziemlich vereinzelt kleine Pigmentkörnchen. Von besonderem Interesse ist, dass ich einen derartigen Leukocyten beobachten konnte, dessen eines, langausgezogenes Pseudopodium sich zwischen die Epidermiszellen hinein verfolgen ließ, während der größere Theil seines Körpers sich im Corium befand (Fig. 60 l). Das Pseudopodium lag in den etwas erweiterten Inter-

¹ Vgl. über diese Frage namentlich: EHRLICH und LAZARUS (98, p. 44 ff.) und PAPPENHEIM (00, p. 40 ff.).

cellularräumen, in denen Zellbrücken nicht mehr vorhanden waren. Ob der Leukocyt im Begriffe war, in die Epidermis einzudringen oder sie zu verlassen, ließ sich natürlich nicht entscheiden. Andere Formen von Leukocyten habe ich niemals in die Epidermis ein- oder auswandern gesehen und vor Allem granulohaltige Leukocyten überhaupt niemals in ihr angetroffen. Im Corium finden sich dagegen zweierlei Formen der letzteren, die sich sowohl durch Größe und Färbbarkeit der Granula, wie in der Regel auch durch die Kernverhältnisse und durch die Vertheilung im Bindegewebe des Coriums von einander unterscheiden.

Die eine Art dieser granulirten Leukocyten ist meistens mehrkernig; die Kerne sind in der Zahl von zwei bis dreien vorhanden und gleichen im Baue denjenigen der übrigen Leukocyten, indem auch sie die wandständige Chromatinvertheilung zeigen (Fig. 57). Sie liegen sehr häufig an einem Pole des in der Regel ellipsoiden Zellkörpers, welcher keine Pseudopodien erkennen lässt. Im Protoplasma enthalten sie äußerst zahlreiche Granula; meist bleibt ein schmaler Randsaum von Granulationen frei. Die Granula färben sich insbesondere mit Eosin leuchtend roth, sind also im Sinne EHRLICH's acidophile oder α -Granulationen. Durch Thionin und polychromes Methylenblau werden sie nicht gefärbt, durch Dahlia (mit nachheriger Fixirung) schwach schmutzig-violett, durch Indigkarmin-Boraxkarmin leuchtend blau.

Diese Zellen, welche zweifellos als eosinophile (EHRLICH) zu bezeichnen sind, finden sich nicht selten in der mittleren Coriumlage und zwar anscheinend zahlreicher in deren äußeren Partien, als in den inneren, wie ich das auch schon für die mehrkernigen granulafreien Leukocyten angeführt habe; wie letztere konnte ich sie ferner auch in den Blutkapillaren der Haut antreffen.

Die zweite Art granulirter Leukocyten unterscheidet sich von den eosinophilen Zellen in erster Linie durch das färberische Verhalten ihrer Granula, welche sich bei Anwendung von Hämatoxylin-Eosinfärbung stets grauviolett bis tief schwarzblau färben und durch Indigkarmin-Boraxkarmin einen schmutzigvioletten oder schmutziggrünen Ton annehmen¹. Thionin lässt auch sie ungefärbt, polychromes

¹ Die Farbentöne, welche man bei Anwendung dieser Farbmischung erhält, variiren außerordentlich; woran dies gelegen ist, konnte ich nicht ermitteln; doch scheint mir die Zeitdauer der Nachbehandlung mit Oxalsäure am wahrscheinlichsten hierbei von Einfluss zu sein. Für die Unterscheidung der Leukocytengranula ist das übrigens gleichgültig, da die eosinophilen Granula

Methylenblau färbt schwach bläulich, Dahlia (mit Fixirung) blass violett; die letztgenannten Farbstoffe sind also nicht geeignet sie von den eosinophilen Granulationen zu unterscheiden, wie es bei Eosin- und Indigkarmin-Boraxkarminfärbung der Fall ist. Aber auch durch die Größe unterscheiden sich die Granula dieser Leukocytenform, indem sie einen etwa doppelt so großen Durchmesser erreichen als die der eosinophilen Zellen. Wie jene sind sie kugelförmig; entsprechend ihrer Größe ist jedoch ihre Anzahl in einem Leukocyten eine geringere (vgl. Figg. 10 l und 58). Die Umrisse dieser Leukocyten sind in der Regel ellipsoid und zeigen meistens keine Pseudopodien; ab und zu findet man indessen einzelne Zellen, welche ein großes loboses Pseudopodium, etwa wie eine *Amoeba* (*Hyalodiscus*) *limax*, besitzen und im Zustande der Bewegung fixirt sein dürften (Fig. 59). Der Kern ist fast durchweg nur in der Einzahl vorhanden; nur in ganz vereinzeltten Fällen fand ich zwei Kerne. Die Kernstruktur scheint von derjenigen der anderen Leukocytenformen nicht wesentlich verschieden zu sein.

Während die mehrkernigen granulafreien und die mehrkernigen, kleine Granula enthaltenden (eosinophilen) Leukocyten in den äußeren Partien der mittleren Coriumlage häufiger sind, kommen die in der Regel einkernigen, große Granula einschließenden Leukocyten in den tieferen Partien der gleichen Coriumlage in relativ größerer Anzahl vor (Fig. 10 l). Ich möchte jedoch betonen, dass diese Angabe sich nur auf eine beim Durchsehen der Präparate gewonnene allgemeine Schätzung gründet. In Blutgefäßen erinnere ich mich nicht die Leukocyten der letztgenannten Art angetroffen zu haben. Mit welcher Form der von EHRLICH aufgestellten Gruppen sie eventuell zu identificiren sind, bezw. ob sie sich überhaupt mit einer derselben identificiren lassen, wage ich nicht zu entscheiden, da ich dessen Färbungen nicht zur Anwendung gebracht habe.

Die aus dem Corium in die Epidermis hineinreichenden Leukocyten (Fig. 60) können — und das ist auch hier das wichtigste Resultat für die vorliegenden Untersuchungen — zu Verwechselungen mit Zellverbindungen keinen Anlass geben, da sie stets einen viel größeren Durchmesser besitzen als diese und deutlich in die Intercellularräume hinein verfolgt werden können.

stets leuchtend blau gerärbt werden, während die anderen Granula diese Farbe nie annehmen.

h. Blutgefäße.

Von den Blutgefäßen, welche sich im Unterhautbindegewebe ausbreiten, treten einzelne Ästchen in das Corium ein; sie durchbrechen dabei die innere Coriumlage, ohne deren Anordnung irgendwie zu beeinflussen, die Bindegewebsbündel weichen ihnen einfach aus (Fig. 5 *bg*, links). LEYDIG giebt für die Amphibien allgemein an (76 a, p. 222 u. a. a. O.), dass die Gefäße »in den säulenartigen Zügen des lockeren Bindegewebes aufsteigen«, welche die aus »weichem, lockeren« Bindegewebe bestehenden Grenzschichten des Coriums — also nach meiner Terminologie das Unterhautbindegewebe und die mittlere Coriumlage — mit einander verbinden. Wie ich oben (p. 217) ausgeführt habe, entbehrt die Innenlage des Coriums (»Stock der Lederhaut« LEYDIG's) beim Axolotl der senkrecht hindurchtretenden Züge lockeren Bindegewebes und dem entsprechend ist auch das Verhalten der Blutgefäße hier anders, als bei den von LEYDIG untersuchten Formen¹. In der mittleren Coriumlage steigen die wenig zahlreichen Blutgefäße mit gewundenem Verlaufe (Fig. 5) bis gegen die äußere Coriumlage auf, um dicht unter dieser ein ziemlich engmaschiges Netz von feinen Kapillaren zu bilden, wie schon PAULICKI (85, p. 144) richtig erwähnte.

In den Flossensäumen findet sich unmittelbar unter dem einheitlichen Corium ebenfalls ein engmaschiges Netz von Kapillaren, welche aus den im Gallertgewebe der Flossen verlaufenden Gefäßen entspringen (Fig. 33 *bg* und andere Figuren).

Die Blutgefäße sind fast stets von zahlreichen Pigmentzellen begleitet, eine Thatsache, die ja seit Langem bekannt ist und schon oben erwähnt wurde (p. 262). Auch Mastzellen findet man sehr häufig den Gefäßen dicht angelagert, worauf ebenfalls schon an anderer Stelle hingewiesen wurde (p. 288).

Bei den noch nicht ausgewachsenen Axolotln trifft man im Corium nicht selten Sprossen von Kapillaren. Ich kann auf diesen Punkt jedoch hier nicht näher eingehen und will nur erwähnen, dass diese Kapillarsprossen in der mittleren Coriumlage in der Regel von parallel verlaufenden Bindegewebsbündeln begleitet sind, so dass sie als die Achse eines derartigen Stranges erscheinen. Die Kapillarsprossen können, namentlich so weit sie noch keine Blutkörperchen enthalten, leicht mit Nerven verwechselt werden.

¹ Ich werde an anderem Orte hierauf zurückkommen.

i. Nerven.

Die Nerven der Haut verhalten sich bei ihrem Eintreten in das Corium des Rumpfes gerade so wie die Blutgefäße, indem auch sie die Innenlage durchsetzen, ohne deren Struktur irgendwie zu beeinflussen. Sie steigen also ebenfalls nicht in besonderen Partien lockeren Bindegewebes auf, wie es bei vielen anderen Amphibien der Fall ist. Die Bündel der markhaltigen Nervenfasern, welche wenig zahlreich sind, zertheilen sich innerhalb der mittleren Coriumlage, um dann, unter Verlust der Markscheide, in die Epidermis einzutreten. Am besten kann der Eintritt von Nerven in letztere an den Flossensäumen verfolgt werden; sie durchsetzen dort senkrecht das einheitliche Corium, in welchem sie leicht zu verfolgen und namentlich von den Ausläufern der Bindegewebszellen schon durch ihre größere Dicke leicht zu unterscheiden sind.

Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, die Nervenversorgung der Epidermis genauer zu schildern, zumal ich den zur Zeit vorliegenden Angaben nichts Neues hinzuzufügen habe; es sei daher der Hauptsache nach auf die Zusammenstellung verwiesen, welche vor einigen Jahren KALLIUS (96) gegeben hat.

Nur auf eine Arbeit, deren Angaben sich wenigstens theilweise auf den Axolotl beziehen, muss hier näher eingegangen werden, nämlich auf die von HERRICK und COGHILL (98). Diese Autoren halten nämlich beim Axolotl zweierlei Elemente für nervöser Natur, welche mit Nerven nicht das Geringste zu thun haben. In ihren Figg. 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 25, 33 finden sich überall »Fasern« abgebildet, welche die innere und mittlere Lage des Coriums senkrecht durchsetzen; zum Theil treten sie in die erstere schon in der gleichen Verlaufsrichtung ein, theilweise aber (Figg. 18, 23, 25) verlaufen sie im Unterhautbindegewebe parallel zur Hautoberfläche und biegen dann mehr oder weniger scharf um, bevor sie in das Corium eindringen. Die außerordentlich mangelhafte Ausführung der Figuren lässt nicht mit Bestimmtheit erkennen, ob alle oder nur der größere Theil dieser »Fasern« Bindegewebsbündel sind. Wie ich oben (p. 215) geschildert habe, enthält die Innenlage des Coriums senkrecht aufsteigende Bindegewebsbündel, welche zum Theil schon aus dem Unterhautbindegewebe in sie eindringen und vielfach in die mittlere Coriumlage hinein verfolgt werden können, in welcher ja überhaupt die meisten Bündel senkrecht gegen die Epidermis zu aufstreben (Figg. 4, 6, 10, 13). Die »Nerven« HERRICK's und

COGHILL's sind nun sicher größtentheils, wahrscheinlich aber sogar alle, nichts Anderes, als solche Bindegewebsbündel. Schon die Thatsache, dass die beiden amerikanischen Autoren von letzteren Elementen gar nichts erwähnen, deutet darauf hin, dass sie an eine solche Verwechslung nicht im entferntesten gedacht haben, wie denn überhaupt aus dem Text, wie den Abbildungen auf eine oberflächliche Untersuchungsweise geschlossen werden muss. Irgend welche Beweise für die nervöse Natur der fraglichen Elemente werden nicht beigebracht; von einer Markhülle wird nirgends eine Silbe erwähnt. Das einzige »Beweisende« ist, dass sie sich bei angeblich vitaler Färbung mit Methylenblau färben. Dies ist aber absolut kein Beweis, da, nach den Zeichnungen, nicht nur die Zellkerne der Epithel- und Bindegewebszellen, sondern auch die parallel zur Hautoberfläche verlaufenden Bindegewebsbündel der inneren Coriumlage gefärbt waren! Mit gleichem Rechte müsste man auch alle diese Elemente als nervös auffassen. An der Epidermis angelangt, sollen die »Nerven« in diese eintreten und sich mit den bekannten sog. »LANGERHANS'schen Netzen« der LEYDIG'schen Zellen verbinden, was natürlich ebenfalls auf einem Irrthum beruht¹.

Aber noch ein weiterer Irrthum ist HERRICK und COGHILL unterlaufen. Sie beschreiben nämlich einen Plexus von Fasern und »Ganglienzellen«, der, ebenfalls namentlich bei Anwendung »vitaler« Methylenblaufärbung, »unter dem Corium« sichtbar wurde. Die »Ganglienzellen« wurden auch in Verbindung mit Gefäßen angetroffen. Ein Vergleich ihrer Figg. 23, 33, 36, 37, 38, 39² mit meinen Figg. 20 und 54 zeigt sofort, dass es sich in diesen »Ganglienzellen« um die gleichen Elemente handelt, welche, nach meinen obenstehenden Ausführungen (p. 294) als »Mastzellen« angesehen werden müssen, die ja besonders im Unterhautbindegewebe in großer Menge vorhanden sind und, wie schon lange bekannt, vielfach in der Nähe von Gefäßen vorkommen. Dass diese Elemente Mastzellen sind, wird durch ihre metachromatische Färbung bei Anwendung basischer Anilinfarben

¹ Ich werde an anderer Stelle auf die Epidermis des Axolotls genauer zurückkommen und gehe deshalb auf diese Verwechslung hier nicht näher ein. — Erwähnt mag noch werden, dass HERRICK und COGHILL auch die glatten Muskelfasern aus der Haut von Fröschen für Nerven erklären, wobei sie natürlich anscheinend keine Ahnung von dem Vorhandensein derartiger Elemente hatten.

² Was die Fig. 35 darstellt, ist nicht mit Bestimmtheit zu sagen; vielleicht handelt es sich hier wenigstens theilweise um Nerven; die Zelle ist jedoch wahrscheinlich eine Bindegewebszelle oder eine Kapillarsprosse.

und ihren Granulagehalt in genügender Weise bewiesen. Es handelt sich also auch bei diesen »nervösen« Gebilden um einen starken Irrthum¹.

E. Zusammenfassende und kritische Besprechung der in der Haut des Axolotls beobachteten Zellverbindungen.

Da die Beobachtungen über Zellverbindungen, welche den Ausgangspunkt und den Hauptzweck der vorliegenden Untersuchungen darstellen, in den vorigen Abschnitten zerstreut und in eine Masse anderer Einzelheiten eingehüllt sind, so ist es wohl nicht überflüssig, in einem besonderen Abschnitte noch einmal das Wesentliche hierüber zusammenzufassen und der kritischen Besprechung zu unterziehen, zu deren Begründung jenes umhüllende Beiwerk allein nothwendig geworden war. Ich betone dabei ausdrücklich, dass ich mich nur auf die Beobachtungen an der Haut des Axolotls beschränken und die Litteratur über andere Fälle nur so weit irgend nothwendig heranziehen werde. Eine vergleichende und kritische Besprechung der bis jetzt für die Haut der Wirbelthiere überhaupt vorliegenden Angaben über Zellverbindungen, speciell zwischen Elementen der Epidermis und des Coriums, möchte ich einem späteren Theile dieser »Untersuchungen« vorbehalten, der erst nach Schilderung meiner eigenen Beobachtungen an anderen Wirbelthieren folgen soll.

In den vorstehenden Abschnitten wurden nachfolgende Fälle von Zellverbindungen geschildert:

1) Die **Bindegewebszellen** in der Innenlage des Coriums vom Rumpfe bilden ein regelmäßiges Netz- und Maschenwerk, das dem Verlaufe der einander überkreuzenden Bindegewebsbündel entspricht und mit den bekannten, für die Cornea der Wirbelthiere beschriebenen Bildern übereinstimmt. An diesem Maschenwerk nehmen auch die Fortsätze der an der Grenze von Unterhautbindegewebe und Corium gelegenen Zellen, insbesondere auch diejenigen der von mir sog. »subcutanen Zellennester« Theil (s. p. 239). Die in der mittleren Coriumlage enthaltenen Bindegewebszellen bilden ein unregelmäßiges Netzwerk, dessen eigentlich verbindende Theile meist

¹ Der gleiche Irrthum ist nach meiner Ansicht neuerdings LEONTOWITSCH bei der menschlichen Haut zugestossen (Ol, Fig. 1, 9, 18 u. a. m.). Ich vermute außerdem, dass auch die Figg. 7—8 auf Taf. XII bei BETHE (94), welche das »aus marklosen Nervenfasern bestehende Netz des Gaumenüberzuges« beim Frosch darstellen sollen, auf einer unrichtigen Deutung von Mastzellen beruhen.

nur durch die feinsten Zellausläufer dargestellt werden (s. p. 242). Mit diesem Netzwerk in Verbindung steht dasjenige, welches die der Außenanlage des Coriums innen anliegenden Bindegewebszellen unter einander bilden, deren verbindende Fortsätze meistens eine bedeutend größere Breite besitzen (s. p. 246). Das Netz der Bindegewebszellen im Corium der Flossensäume stimmt im Wesentlichen mit demjenigen der Innenlage des Coriums vom Rumpfe überein (s. p. 246).

2) Die **Pigmentzellen**, sowohl die mit schwarzen, wie die mit farblosen oder gemachten Granula, bilden Netze, die insbesondere dicht unter der Außenlage des Coriums am Rumpfe und unter dem Corium der Schwanzflosse gut zu beobachten sind (s. p. 262, 264, 276).

3) Die **Epidermiszellen** des Rumpfes können, durch die Außenlage des Coriums hindurch, mit dem Netz der unter dieser sich ausbreitenden Bindegewebszellen in Verbindung stehen. Sobald die äußere Coriumlage eine gewisse Dicke überschreitet, sind solche Verbindungen wahrnehmbar (s. p. 246). In den Flossensäumen sind Verbindungen zwischen den nach innen zugespitzten basalen Epidermiszellen und dem Netz der in und unter dem Corium gelegenen Bindegewebszellen regelmäßig und sehr zahlreich vorhanden (s. p. 256 ff.).

Am leichtesten zu beobachten unter diesen drei verschiedenen Arten von Zellverbindungen sind die der schwarzen Pigmentzellen; sie waren, wie oben (p. 156) angeführt, schon SCHWANN bekannt und sind, da sie auch am lebenden Objekt gesehen werden können, nicht anzuzweifeln und wohl auch niemals in Frage gestellt worden. Ich kann sie nicht nur aus diesem Grunde, sondern auch deshalb, weil sie in vorliegender Schrift nur nebenher in Betracht kamen, hier weiterhin unberücksichtigt lassen.

Dagegen erheischen die Verbindungen der Bindegewebszellen unter einander und die Verbindungen von Bindegewebszellen mit Epithelzellen in zweifacher Hinsicht eine besondere Besprechung. Zunächst ist zu erörtern, — was bei histologischen Untersuchungen, die nicht am lebenden Objekt ausgeführt wurden, immer in Erwägung gezogen werden muss —, ob die anscheinenden Verbindungen nicht durch die technische Behandlung erzeugte Trugbilder sind; und zweitens ist zu untersuchen, ob sie nicht etwa durch Verwechslung mit anderen histologischen Elementen vorgetauscht sein können. Die zweite Erörterung ist namentlich dadurch geboten, dass derartige Verwechslungen anscheinend wiederholt anderen Autoren unterlaufen sind.

Die erste Möglichkeit darf man wohl als vollständig ausgeschlossen betrachten. Wenn auch in vorliegendem Falle die Bindegewebszellen nicht in vivo beobachtet wurden, so ist Letzteres doch an anderen, verwandten Objekten in genügender Weise geschehen und jeder Zeit leicht nachzuprüfen. Im Schwanze einheimischer Amphibienlarven, in den Kiemenplättchen der Salamanderlarven und anderen geeigneten Objekten sind Bindegewebszellen am lebenden oder überlebenden Präparat leicht zu untersuchen. Nach diesen Untersuchungen ist es ohne Weiteres klar, dass die Bilder, wie sie in meinen gefärbten Präparaten vorliegen, hiermit vollständig übereinstimmen und dass eine Verwechslung mit Kunstprodukten vollständig ausgeschlossen ist. Da nun die feinen Zweige der Bindegewebszellen des Coriums, welche mit den basalen Fortsätzen der Epidermiszellen in Verbindung stehen, sich im Präparate genau so verhalten, wie alle anderen Bindegewebszellenausläufer, so wäre es widersinnig, sie anders als diese beurtheilen zu wollen. Sowohl die Färbung, wie das Vorhandensein der typischen kleinen Protoplasmaansammlungen an den Verzweigungsstellen kennzeichnen auch die feinen, im Corium der Schwanzflosse verlaufenden oder durch die äußere Coriumlage des Rumpfes hindurchtretenden Fortsätze unzweifelhaft als protoplasmatische Zellausläufer, über deren wirkliches Vorhandensein auch im lebenden Thiere ein Zweifel nicht bestehen kann. Dass aber eine kontinuierliche Verbindung dieser Ausläufer mit den Fortsätzen der Epidermiszellen nicht fraglich sein kann, dürfte durch die weiter oben gegebenen Ausführungen in genügendem Maße erhärtet sein (s. p. 259).

Durch die gleichen Ausführungen ist ferner wohl in ausreichender Weise gezeigt worden, dass es sich hierbei in der That nur um Verbindungen zwischen den Epithelzellen der Epidermis und den Bindegewebszellen des Coriums handelt. Wie ich aber oben schon andeutete, sind gelegentlich auch andere Vorkommnisse fälschlicherweise in gleichem Sinne gedeutet und an ähnlichen Orten Verbindungen zwischen anderen Elementen beschrieben worden, auf welche ich daher, wenn auch zunächst nur kurz, hier eingehen möchte.

Zunächst ist ein Irrthum zu erwägen: nämlich der, dass die senkrecht durch das Corium der Flossensäume aufsteigenden Bindegewebsbündel für Zellausläufer gehalten werden könnten. Namentlich an denjenigen Stellen der Flossensäume, an welchen die Bindegewebsbündel noch eine geringe Dicke besitzen, ist diese Verwechslung an solchen Präparaten in Betracht zu ziehen, bei

welchen die Zellen und ihre Ausläufer nicht in elektiver Weise scharf gefärbt und von den Bindegewebsbündeln zu unterscheiden sind. An den Dahliapräparaten ist nun diese Verwechslung mit Sicherheit dadurch ausgeschlossen, dass die aufsteigenden Bindegewebsbündel innerhalb des übrigen Coriums deutlich zu erkennen und von den stark gefärbten und viel feineren Protoplasmaausläufern der Bindegewebszellen sowie ihren Verbindungen mit den Epithelzellen deutlich zu unterscheiden sind (Fig. 25, 39, 40, 41 u. a.).

Eben so ist in unserem Falle bei den feinen, im Corium enthaltenen, mit Dahlia stark färbbaren Zellausläufern eine Verwechslung mit elastischen Fasern nicht möglich. Denn, wie oben gezeigt wurde, reichen die elastischen Fasern im Rumpfcorium nicht bis zu dessen äußerer Lage; in den Flossensäumen aber sind sie im Corium überhaupt nicht nachzuweisen und wohl auch sicher nicht vorhanden. Ich erwähne diesen Punkt, dessen Erörterung nach den obenstehenden Beobachtungen eigentlich von vorn herein überflüssig erscheint, nur aus dem Grunde, weil SCHÜTZ für die Haut des Menschen angab, dass elastische Fasern in das Epithel eindringen sollen (92, p. 760; 96, p. 111)¹.

Mehrfach ist in der Litteratur, sowohl für höhere Wirbelthiere, wie speciell auch für Amphibien berichtet worden, dass die schwarzen Pigmentzellen des Coriums mit Epithelzellen der Epidermis in kontinuierlicher Verbindung ständen. Ich habe schon oben aus einander gesetzt (p. 268), dass ich selbst eine derartige Verbindung niemals wahrgenommen habe und dass es sich bei den vorliegenden früheren Angaben bestimmt um Irrthümer handelt, die theils auf der Schwierigkeit derartiger Untersuchungen an sich, theils auf der relativen Kleinheit der studirten Zellen beruhen, was insbesondere für die Angaben KARG's für die menschliche Haut gelten dürfte. Bei meinen eigenen Beobachtungen ist ein solcher Irrthum desswegen vollständig ausgeschlossen, weil ich die in die Epidermis eindringenden Ausläufer der Pigmentzellen neben den Verbindungen der Epidermiszellen mit den Bindegewebszellen konstatiren konnte (Figg. 51 und 52). Der Vergleich der beiderlei in Betracht kommenden Zellausläufer, von denen diejenigen der Pigmentzellen in der Regel bedeutend dicker sind, lässt das ohne Weiteres erkennen. Von besonderem Interesse sind dabei diejenigen Fälle, in welchen beiderlei Ausläufer dicht an

¹ Ohne auf eine genauere Kritik der Angaben von SCHÜTZ hier einzugehen, möchte ich nur betonen, dass mir dieselben nicht einwandfrei zu sein scheinen.

einander gelagert sind und wo die der Bindegewebszellen sich mit den Fortsätzen der Epidermiszellen vereinigen, während jene der Pigmentzellen in die Interzellularräume des Epithels eindringen (Figg. 51 und 52).

Auch die farblosen Pigmentzellen können mit den Bindegewebszellen nicht verwechselt werden; es gilt für sie im Wesentlichen das Gleiche, wie für die schwarzen Pigmentzellen, so dass ich mich wohl darauf beschränken kann, auf das früher Gesagte hinzuweisen.

Für die in die Epidermis einwandernden Leukocyten, welche bedeutend dicker sind, als die Verbindungsfädchen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen (Fig. 60), und für die in das Epithel eintretenden Nerven, welche das Corium als Achsencylinder von normaler Dicke durchsetzen, dürfte es — um mich nicht unnöthig zu wiederholen — wohl genügen, auf die entsprechenden früheren Abschnitte (p. 298 und 300) zu verweisen.

Da ich somit gezeigt habe, dass alle in der Axolotlhaut vorhandenen Gewebelemente sich unzweifelhaft von den Verbindungsfäden der Bindegewebszellen unter einander wie von denen der Bindegewebszellen mit Epithelzellen deutlich unterscheiden und da ferner insbesondere die von mir als Zellverbindungen in Anspruch genommenen, zwischen Bindegewebs- und Epithelzellen ausgespannten Fädchen sich mit Sicherheit als kontinuierlich verbundene Ausläufer von Bindegewebszellen und Epithelzellen nachweisen lassen, so darf ich wohl behaupten, dass das Bestehen von Verbindungen zwischen Zellen des Epidermisepithels und Bindegewebszellen des Coriums als mit Sicherheit erwiesen zu betrachten ist.

Heidelberg, den 12. August 1902.

Litteraturverzeichnis.

1885. CHR. AEBY, Die Herkunft des Pigmentes im Epithel. In: Med. Centralbl. 1885.
40. ASCHERSON, Die Hautdrüsen der Frösche. In: Arch. f. Anat. u. Pysiol. etc. (MÜLLER). 1840.
91. E. BALLOWITZ, Über das Vorkommen der EHRlich'schen granulirten Zellen (>Mastzellen<) bei winterschlafenden Säugethieren. In: Anat. Anz. VI. Jahrg.
- 93a. — Über die Bewegungserscheinungen der Pigmentzellen. In: Biol. Centralbl. Bd. XIII.

- 1893b. E. BALLOWITZ, Die Nervenendigungen der Pigmentzellen. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVI.
- 91a. D. BARFURTH, Über Zellbrücken bei Pflanzen und Thieren. In: Sitzungsberichte Naturf.-Gesellsch. Dorpat. Bd. IX.
- 91b. — Über Zellbrücken glatter Muskelfasern. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVIII.
94. A. BETHE, Die Nervenendigungen im Gaumen und in der Zunge des Frosches. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV.
92. W. BIEDERMANN, Über den Farbenwechsel der Frösche. In: Arch. f. d. ges. Physiol. (PFLÜGER). Bd. LI.
58. TH. BILLROTH, Über die Epithelialzellen der Froschzunge, sowie über den Bau der Cylinder- und Flimmerepithelien und ihr Verhältnis zum Bindegewebe. In: Arch. f. Anat. Physiol. etc. (MÜLLER). 1858.
70. G. BIZZOZERO, Osservazioni sulla struttura degli epiteli pavimentosi stratificati. In: Rendic. R. Istit. Lombardo. 1870. Vol. III. Fasc. XVI.
95. G. C. BOURNE, A Criticism of the Cell-Theory; being an Answer to Mr. SEDGWICK's Article on the Inadequacy of the Cellular Theory of Development. In: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXVIII.
99. A. BRANCA, Recherches sur la cicatrisation épithéliale (épithéliums pavimenteux stratifiés). In: Journ. anat. et physiol. Paris. 35ième Année.
83. J. BROCK, Untersuchungen über die interstitiellen Binde-substanzen der Mollusken. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX.
52. E. BRÜCKE, Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamaeleons. In: Denkschr. math.-naturw. Kl. K. Akad. Wiss. Wien. Bd. IV. 1. Abthlg.
73. E. BUGNION, Recherches sur les organes sensitifs, qui se trouvent dans l'épiderme du protée et de l'axolotl. In: Bull. Soc. vaudoise Sc. nat. No. 70. 1873.
85. J. CARRIÈRE, Die postembryonale Entwicklung der Epidermis des Sirendon pisciformis. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV.
92. L. CUÉNOT, Études physiologiques sur les Gastéropodes Pulmonés. In: Arch. de Biol. T. XII.
93. A. S. DOGIEL, Zur Frage nach dem Verhalten der Nervenzellen zu einander. In: Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abthlg. 1893.
66. C. J. EBERTH, Zur Entwicklung der Gewebe im Schwanz der Froschlaven. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. II.
69. — Untersuchungen zur normalen und pathologischen Anatomie der Froschhaut. Leipzig.
96. V. v. EBNER, Über die Wirbel der Knochenfische und die Chorda dorsalis der Fische und Amphibien. In: Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. CV.
1900. — Über das Verhalten der Zona pellucida zum Eie. In: Anat. Anz. Bd. XVIII.
1877. P. EHRLICH, Beiträge zur Kenntnis der Anilinfärbungen und ihrer Verwendung in der mikroskopischen Technik. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII.
- 79a. — Beiträge zur Kenntnis der granulirten Bindegewebszellen und der eosinophilen Leukoeyten. In: Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abthlg. 1879.

- 1879 b. P. EHRLICH, Über die specifischen Granulationen des Blutes. In: Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abthlg. 1879.
80. — Methodologische Beiträge zur Physiologie und Pathologie der verschiedenen Formen der Leukocyten. In: Zeitschr. f. klin. Med. Bd. I.
91. — Farbenanalytische Untersuchungen zur Histologie und Klinik des Blutes. Gesammelte Mittheilungen. I. Theil. Berlin.
1901. P. EHRLICH u. A. LAZARUS, Die Anämie. I. Abthlg. Normale und pathologische Histologie des Blutes (H. NOTHNAGEL, Specielle Pathologie und Therapie. VIII. Bd.). Wien.
1885. S. EHLMANN, Untersuchungen über die Physiologie und Pathologie des Hautpigmentes. In: Vierteljahrsschr. f. Dermatol. u. Syph. Bd. XII.
96. — Das melanotische Pigment und die pigmentbildenden Zellen des Menschen und der Wirbelthiere in ihrer Entwicklung, nebst Bemerkungen über Blutbildung und Haarwechsel. In: Biblioth. med. Abthlg. D^{II}. Heft 6.
82. A. EWALD u. C. FR. W. KRUKENBERG, Über die Verbreitung des Guanin, besonders über sein Vorkommen in der Haut von Amphibien, Reptilien und von Petromyzon fluviatilis. In: Untersuch. d. physiol. Institut. Heidelberg. Bd. IV.
96. A. FISCHER, Über Beeinflussung und Entwicklung des Pigmentes. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII.
76. W. FLEMMING, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Bindegewebes. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII.
79. — Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. I. Theil. Idem. Bd. XVI.
82. — Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.
90. — Über die Theilung von Pigmentzellen und Capillarwandzellen. Ungleichzeitigkeit der Kerntheilung und Zelltrennung. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV.
- 97 a. — Über den Bau der Bindegewebszellen und Bemerkungen über die Struktur der Zellsubstanz im Allgemeinen. In: Zeitschr. f. Biol. Bd. XXXIV.
- 97 b. — Über den Einfluss des Lichts auf die Pigmentirung der Salamanderlarve. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII.
47. H. FREY u. R. LEUCKART, Lehrbuch der Anatomie der wirbellosen Thiere. (R. WAGNER, Lehrbuch der Zootomie. II. Theil.)
89. K. FROMMANN, Beiträge zur Kenntniss der Lebensvorgänge in thierischen Zellen. In: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXIII. (N. F. XVI.)
90. — Zelle. In: Realencyklopädie d. ges. Heilkunde, herausgeg. v. EULENBURG. 2. Aufl. Wien und Leipzig.
95. G. GALEOTTI, Über die Granulationen in den Zellen. In: Intern. Monatschrift f. Anat. u. Physiol. Bd. XII.
55. C. GEGENBAUR, Untersuchungen über Pteropoden u. Heteropoden. Leipzig.
57. J. GERLACH, Mikroskopische Studien aus dem Gebiete der menschlichen Morphologie. Erlangen.
72. — Von dem Rückenmark (STRICKER's Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere. II. Bd. XXX). Leipzig.
88. G. GUTMANN, Über die Lymphbahnen der Cornea. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII.
91. J. HALPERN, Über das Verhalten des Pigmentes in der Oberhaut des Menschen. In: Arch. f. Dermatol. u. Syph. 1891.

1896. J. A. HAMMAR, Über einen primären Zusammenhang zwischen den Furchungszellen des Seeigeleies. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII.
97. — Über eine allgemein vorkommende primäre Protoplasmaverbindung zwischen den Blastomeren. Idem. Bd. XLIX.
1900. — Sind die Verbindungen zwischen den Blastomeren wirklich protoplasmatisch und primär? Idem. Bd. LV.
1858. R. HEIDENHAIN, Die Absorptionswege des Fettes. In: MOLESCHOTT's Untersuch. Bd. IV.
88. — Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. In: Arch. f. d. ges. Physiol. (PFLÜGER). Bd. XLIII. Suppl.
73. C. HEITZMANN, Untersuchungen über das Protoplasma. II. Das Verhältnis zwischen Protoplasma und Grundsubstanz im Thierkörper. In: Sitzungsber. k. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl. LXVII. Bd. 3. Abthlg.
83. — Mikroskopische Morphologie des Thierkörpers. Wien.
96. F. HENNEGUY, Leçons sur la cellule. Morphologie et reproduction. Paris.
64. V. HENSEN, Über die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanz der Froschlarve. In: Arch. f. patholog. Anat. (VIRCHOW). Bd. XXXI.
98. C. L. HERRICK and G. E. COGHILL, The somatic equilibrium and the nerve endings in the skin. In: Journ. of Comparat. Neurology. Vol. VIII.
98. O. HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe. Zweites Buch. Jena.
53. W. HIS, Untersuchungen über den Bau der Hornhaut. In: Verh. phys.-med. Gesellsch. Würzburg. IV. Bd. (Auf dem Titel des Bandes: 1854.)
86. — Zur Geschichte des Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. In: Abhandlungen k. sächs. Gesellsch. d. Wiss. Bd. XIII.
90. H. HOYER, Über den Nachweis des Mucins in Geweben mittels der Färbemethode. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI.
53. TH. HUXLEY¹.
In: British and foreign Medico-Chirurg. Review. 1853. No. XXIV.
91. JARISCH, Über die Anatomie und Entwicklung des Oberhautpigments beim Frosche. In: Arch. f. Dermatol. u. Syph. 23. Jahrg.
1900. J. JOLLY, Clasmatoocytes et Mastzellen. In: Compt. rend. Soc. Biol. 52. Année.
1896. E. KALLIUS, Endigungen sensibler Nerven bei Wirbelthieren. In: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. (MERKEL-BONNET). V. Bd. (1895.)
88. KARG, Studien über transplantirte Haut. 1. Entwicklung und Bedeutung des Hautpigments. In: Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1888.
95. R. KELLER, Über den Farbenwechsel des Chamäleons und einiger anderer Reptilien. In: Arch. f. d. ges. Physiol. (PFLÜGER). Bd. LXI.
81. A. KEY u. G. RETZIUS, Zur Kenntnis der Saftbahnen in der Haut des Menschen. In: Biol. Untersuch., herausgeg. von RETZIUS. 1881.
91. F. KIENITZ-GERLOFF, Neuere Forschungen über die Natur der Pflanze. In: Naturwiss. Wochenschr. Bd. VI.
98. H. KLAATSCH, Die Interellularstrukturen an der Keimblase des Amphioxus. In: Sitzungsber. k. preuß. Akad. Wiss. Berlin. 1898.

¹ Der Titel des Aufsatzes ist mir nicht bekannt; ich citire nach BILLROTH (58, p. 164).

1884. G. KLEBS, Über die neueren Forschungen betreffs der Protoplasmaverbindungen benachbarter Zellen. In: Bot. Zeitung. 1884.
89. TH. KODIS, Epithel- und Wanderzelle in der Haut des Froschlarvenschwanzes. In: Archiv für Anat. und Physiol. Physiol. Abthlg. 1889. Suppl.
- 49a. A. KÖLLIKER, Beiträge zur Kenntniss der glatten Muskeln. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I.
- 49b. — Das Sonnenthierchen, Actinophrys sol. Idem. Bd. I.
52. — Über die Entwicklung der sogenannten Kernfasern, der elastischen Fasern und des Bindegewebes. In: Verhandl. physik.-med. Gesellsch. Würzburg. Bd. III.
54. — Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen. Leipzig 1850, 1852, 1854.
67. — Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 5. Aufl. Leipzig.
78. KORYBUTT-DASZKIEWICZ, Über die Entwicklung der Nerven aus Plasmazellen beim Frosche. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV.
93. E. KROMEYER, Oberhautpigment der Säugethiere. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.
64. W. KÜHNE, Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. Leipzig.
87. N. KULTSCHITZKY, Über die Art der Verbindung glatter Muskelfasern mit einander. In: Biol. Centralbl. Bd. VII. 1887/1888.
68. P. LANGERHANS, Über die Nerven der menschlichen Haut. In: Arch. f. pathol. Anat. (VIRCHOW). Bd. XLIV.
- 92a. M. v. LENHOSSÉK, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. In: Fortschritte der Medicin. Bd. X.
- 92b. — Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIX.
1901. A. LEONTOWITSCH, Die Innervation der menschlichen Haut. In: Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XVIII.
1854. R. LEUCKART, Zoologische Untersuchungen. 3. Heft. Gießen.
49. F. LEYDIG, Zur Anatomie von *Piscicola geometrica* mit theilweiser Vergleichung anderer einheim. Hirudineen. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I.
57. — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt a. M.
64. — Vom Bau des thierischen Körpers. Handbuch der vergleichenden Anatomie. I. Bd. Tübingen.
68. — Über Organe eines sechsten Sinnes. In: Nova Acta Ac. Caes.-Leop. Carol. Vol. XXXIV.
73. — Über die äußeren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. I. Die Haut einheimischer Ophidier. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX.
- 76a. — Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Idem. Bd. XII.
- 76b. — Die Hautdecke und Schale der Gastropoden. In: Arch. f. Naturgesch. 42. Jahrg. Bd. I.
- 76c. — Über die Schwanzflosse, Tastkörperchen und Endorgane der Nerven bei Batrachiern. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII.
79. — Neue Beiträge zur anatomischen Kenntniss der Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. In: Festschr. zur Feier des 100jähr. Bestehens d. Naturforsch. Gesellsch. Halle a. S.
83. — Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn.
85. — Zelle und Gewebe. Bonn.

1888. F. LEYDIG, Pigmente der Hautdecke und der Iris. In: Verhandl. Physik.-Med. Gesellsch. Würzburg. N. F. XXII. Bd.
92. — Zum Integument niederer Wirbelthiere. In: Biolog. Centralblatt. Bd. XII.
90. J. H. LIST, Über die Herkunft des Pigmentes in der Oberhaut. In: Biol. Centralbl. Bd. X. (1890/1891.)
58. J. LISTER, On the cutaneous pigmentary system of the frog. In: Philos. Transact. 1858.
57. H. LUSCHKA, Über Bindegewebsschwümmel der Semilunarklappen der Arteria pulmonalis und über gestielte Epithelialzellen. In: Arch. f. pathol. Anat. (VIRCHOW). Bd. XI.
92. F. MAURER, Die Entwicklung des Bindegewebes bei Siredon pisciformis und die Herkunft des Bindegewebes im Muskel. In: Morphol. Jahrb. Bd. XVIII.
95. — Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig.
98. — Die Vascularisirung der Epidermis bei anuren Amphibien zur Zeit der Metamorphose. In: Morphol. Jahrb. Bd. XXVI.
92. S. MAYER, Beiträge zur Histologie und Physiologie des Epithels. In: Lotos (Prag). N. F. Bd. XII.
75. FR. MERKEL, Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut. In: Göttinger Nachr. 1885.
80. — Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. Rostock.
89. MERTSCHING, Histologische Studien über Keratohyalin und Pigment. In: Arch. f. pathol. Anat. (VIRCHOW). Bd. CXVI.
96. A. MEYER, Die Plasmaverbindungen und die Membranen von Volvox globator, aureus und tertius mit Rücksicht auf die thierischen Zellen. In: Botan. Zeitung. 1896.
89. MEYERSON, Zur Pigmentfrage. In: Arch. f. patholog. Anat. (VIRCHOW). Bd. CXVIII.
1901. L. MICHAELIS, Das Methylenblau und seine Zersetzungsprodukte. In: Centralbl. f. Bakteriol. etc. I. Abth. XXIX. Bd.
1887. FR. NANSEN, The structure and combination of the histological elements of the central nervous system. In: Bergens Mus. Aarsberetn. f. 1886.
85. J. NEUMANN, Über Plasmazellen. Von der med. Fakultät zu Rostock gekrönte Preisschrift. Rostock.
1901. F. NISSL, Die Neuronenlehre vom pathologisch-anatomischen und klinischen Standpunkte. In: Verhandl. Gesellsch. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. 72. Vers. 1900.
1885. O. NORDMANN, Beiträge zur Kenntnis und namentlich zur Färbung der Mastzellen. In: Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. II.
99. A. PAPPENHEIM, Von den gegenseitigen Beziehungen der verschiedenen farblosen Blutzellen zu einander. In: Arch. f. pathol. Anat. (VIRCHOW). Bd. CLIX.
85. PAULICKI, Über die Haut des Axolotls. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV.
82. W. PFITZNER, Nervenendigungen im Epithel. In: Morphol. Jahrb. Bd. VII.
65. E. F. W. PFLÜGER, Über die Nervenendigungen in den Speicheldrüsen. In: Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1865.
66. — Die Endigungen der Absonderungsnerven in den Speicheldrüsen. Bonn.

1889. E. F. W. PFLÜGER, Die allgemeinen Lebenserscheinungen. Rektoratsrede. Bonn.
- 1900a. C. PHISALIX, Sur les clasmatoocytes de la peau de la Salamandre terrestre et de sa larve. In: *Compt. rend. Soc. Biol. Paris.* T. LII.
- 00b. PHISALIX-PICOT, Recherches embryologiques, histologiques et physiologiques sur les glandes à venin de la Salamandre terrestre. Thèse de doctorat en méd. Paris 1900.
01. S. PROWAZEK, Zur Regeneration des Schwanzes der urodelen Amphibien. In: *Arb. Zool. Inst. Wien.* Bd. XIII.
1889. C. RABL, Über die Principien der Histologie. In: *Verhandl. Anat. Ges.* 3. Versamml. Berlin 1889.
94. H. RABL, Über die Herkunft des Pigmentes in der Haut der Larven der urodelen Amphibien. In: *Anat. Anz.* Bd. X.
97. — Pigment und Pigmentzellen in der Haut der Wirbelthiere. In: *Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch.* VI. Bd. (1896.)
- 75–82. L. RANVIER, *Traité technique d'histologie.* Paris.
90. — Des Clasmatoocytes. In: *Journ. de Microgr.* XIV^{ième} année et *Compt. rend. Ac. Sc. Paris.* T. CX.
91. — Transformation in vitro des cellules lymphatiques en clasmatoocytes. In: *Journ. de Microgr.* XV^{ième} année et *Compt. rend. Ac. Sc. Paris.* T. CXII.
92. — Le système vasculaire. In: *Journ. de Microgr.* XVI^{ième} année.
1900. — Des clasmatoocytes. In: *Arch. d'Anat. micr.* T. III.
1847. H. RATHKE, Über die Beschaffenheit der Lederhaut bei Amphibien und Fischen. In: *Arch. f. Anat. Physiol. etc.* (MÜLLER). 1847.
83. R. W. RAUDNITZ, Beitrag zur Kenntnis der im Bindegewebe vorkommenden Zellen. In: *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XXII.
95. B. RAWITZ, Leitfaden für histologische Untersuchungen. 2. Aufl. Jena.
63. F. v. RECKLINGHAUSEN, Über Eiter- und Bindegewebskörperchen. In: *Arch. f. pathol. Anat.* (VIRCHOW). Bd. XXVIII.
45. C. B. REICHERT, Bemerkungen zur vergleichenden Naturforschung im Allgemeinen und vergleichende Beobachtungen über das Bindegewebe und die verwandten Gebilde. Dorpat.
94. FR. REINKE, Zellstudien. I. In: *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XLIII.
47. R. REMAK, Über ein selbständiges Darmnervensystem. Berlin.
52. — Über die Entstehung des Bindegewebes und des Knorpels. In: *Arch. f. Anat. Physiol. etc.* (MÜLLER). 1852.
55. — Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin.
84. G. RIEHL, Zur Kenntnis des Pigmentes im menschlichen Haar. In: *Vierteljahrsschrift f. Dermatol. u. Syph.* Bd. XI.
87. J. SACHS, Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. 2. Aufl. Leipzig.
99. J. SCHAFFER, Zur Kenntnis der glatten Muskelzellen, insbesondere ihrer Verbindung. In: *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. LXVI.
63. O. SCHRÖN, Über die Porenkanäle in der Membran der Zellen des Rete Malpighii beim Menschen. In: *MOLESCHOTT's Unters. zur Naturl. des Menschen.* Bd. IX.
- 91a. A. SCHUBERG, Über den Bau und die Funktion der Haftapparate des Laubfrosches. In: *Arb. zool.-zoot. Institut. Würzburg.* Bd. X.
- 91b. — Über den Zusammenhang von Epithel- und Bindegewebszellen. In: *Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch.* Leipzig 1891.

- 1891 c. A. SCHUBERG, Über Zusammenhang von Epithel- und Bindegewebszellen. In: Sitzungsber. Würzburger Physik.-Med. Gesellsch. 1891.
93. — Über den Zusammenhang verschiedenartiger Gewebezellen im thierischen Organismus. Idem. 1893.
92. J. SCHÜTZ, Beiträge zur Pathologie der Psoriasis. In: Arch. f. Dermatol. u. Syph. Bd. XXIV.
96. — Über den Nachweis eines Zusammenhanges der Epithelien mit dem darunterliegenden Bindegewebe in der Haut des Menschen. Idem. Bd. XXXVI.
61. M. SCHULTZE, Über Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe. In: Arch. f. Anat. Physiol. etc. (MÜLLER). 1861.
62. — Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut. In: Abhandl. nat. Gesellsch. Halle a. S. Bd. VII.
64. — Die Stachel- und Riffzellen der tieferen Schichten der Epidermis, dicker Pflasterepithelien und der Epithelialkrebs. In: Arch. f. pathol. Anat. (VIRCHOW). Bd. XXX.
71. — Allgemeines über die Strukturelemente des Nervensystems. (STRICKER's Handbuch der Lehre von den Geweben d. Menschen u. d. Thiere. I. Bd. III.) Leipzig.
93. G. SCHWALBE, Über den Farbenwechsel winterweißer Thiere. In: Morphol. Arbeiten. Bd. II.
39. TH. SCHWANN, Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen. Berlin.
86. A. SEDGWICK, The Development of the Cape Species of Peripatus. Part II. In: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXVI.
95. — On the inadequacy of the cellular theory of development, and the early development of nerves, particularly of the third nerve and of the Sympathic in Elasmobranchs. In: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXVII.
74. E. SERTOLI, Osservazioni sulle terminazioni dei nervi del gusto. In: MOLESCHOTT's Unters. zur Naturlehre des Menschen. Bd. XI.
90. B. SOLGER, Über pigmentirte Zellen und deren Centralmasse. In: Mitth. naturwiss. Ver. v. Neu-Vorpommern u. Rügen. 22. Jahrg.
80. E. SPILLING, Über Blutuntersuchungen bei Leukämie. Dissert. Berlin 1880.
1900. H. STASSANO et E. HAAS, Contribution à la physiologie des elasmatocytes. In: Compt. rend. Soc. Biol. T. LII.
1859. B. STILLING, Neue Untersuchungen über den Bau des Rückenmarks. Kassel.
1901. E. STRASBURGER, Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. In: Jahrb. f. wissenschaft. Bot. Bd. XXXVI.
- 1897 a. F. K. STUDNÍČKA, Über das Vorhandensein von intracellularen Verbindungen im Chordagewebe. In: Zool. Anz. XX. Bd.
- 97b. — Über das Gewebe der Chorda dorsalis und den sog. Chordaknorpel. In: Sitzungsber. k. böhm. Gesellsch. d. Wiss. Math.-naturw. Kl. Jahrg. 1897.
98. — Über die intracellularen Verbindungen, den sogenannten Cuticularsaum und den Flimmerbesatz der Zellen. Idem. 1898.
67. O. SZCZESNY, Beiträge zur Kenntnis der Textur der Froshhaut. Inaug.-Dissert. Dorpat 1867.
1900. W. TONKOFF, Über die elastischen Fasern in der Froshhaut. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVII.

1901. M. VERWORN, Das Neuron in Anatomie und Physiologie. In: Verhandl. Gesellsch. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. 72. Vers. 1900.
1851. R. VIRCHOW, Die Identität von Knochen-, Knorpel- und Bindegewebskörperchen, sowie über Schleimgewebe. In: Verhandl. Physik.-Med. Gesellsch. Würzburg. Bd. II. Nr. 10 (der Bandtitel trägt die Jahreszahl 1852!).
58. — Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre. Berlin.
75. W. WALDEYER, Über Bindegewebszellen. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI.
95. — Über Bindegewebszellen, insbesondere über Plasmazellen. In: Sitz.-Ber. k. preuß. Akad. Wiss. Berlin. 1895.
80. E. WESTPHAL, Über Mastzellen. Dissertat. Berlin 1880.
1900. E. B. WILSON, The Cell in Development and Inheritance. Second Edit. New York.
1890. K. W. ZIMMERMANN, Über die Theilung der Pigmentzellen. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI.
93. — Über die Kontraktion der Pigmentzellen der Knochenfische. In: Verhandl. Anat. Gesellsch. 7. Versamml. Göttingen 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren wurden größtentheils unter Benutzung eines ZEISS'schen Mikroskopes mit dem ABBE'schen Zeichenapparat auf Objektischhöhe entworfen. Im Übrigen verweise ich auf das p. 195 Gesagte; eben so für die genaueren technischen Angaben auf den hiervon handelnden besonderen Abschnitt III A (p. 184 ff.). Wird bei den Figuren ein Farbstoff vor dem Einbettungsmittel angeführt, so ist damit gesagt, dass Stückfärbung angewandt wurde; wird er jedoch danach genannt, so handelt es sich um Schnittfärbung.

Die Angaben über die Schnittrichtung sind stets in Beziehung auf das ganze Thier zu verstehen.

Die hinter jeder Figur in Klammer stehenden Seitenzahlen beziehen sich auf die Stellen des Textes, an denen die betr. Figuren angeführt sind.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

<i>a</i> , aufsteigende Bindegewebsbündel der inneren Coriumlage;	<i>dr</i> , Hautdrüsen;
<i>bb</i> , Bindegewebsbündel;	<i>ep</i> , Epidermis;
<i>bg</i> , Blutgefäß;	<i>f</i> , Fettzellen;
<i>bx</i> , Bindegewebszellen;	<i>fp</i> , farblose Pigmentzellen;
<i>c</i> , Corium;	<i>g</i> , Gallertgewebe der Schwanzflosse;
<i>c_{au}</i> , äußere Coriumlage;	<i>l</i> , Leukocyten;
<i>c_i</i> , innere Coriumlage;	<i>lr</i> , Lymphraum;
<i>c_m</i> , mittlere Coriumlage;	<i>lx</i> , LEYDIG'sche Zellen;
<i>c_{m'}</i> , innere Partie der mittleren Coriumlage;	<i>m</i> , Muskulatur;
	<i>mx</i> , Mastzellen;
	<i>p</i> , Pigmentzellen;

- pg*, Pigmentzellen mit gemischten, theils schwarzen, theils farblosen Körnchen;
ph, Pigmenthäufchen in den Bindegewebszellen;
sc, subcutanes Bindegewebe;
z, aufsteigende Züge der Bindegewebsbündel in der mittleren Coriumlage;
zn, subcutane Zellennester.

Tafel IX.

Fig. 1 (p. 202—205). Querschnitt durch den Schwanz (Axolotl von 128 mm Länge), etwa 17 mm hinter der Kloake. Lagen des Coriums; von der dorsalen und ventralen Schwanzflossenkante bis zu † enthält das Corium noch keine Zellen eingelagert; von † bis ** enthält es eingelagerte ganze Zellen; von ** bis * schiebt sich die mittlere Lage (c_m) zwischen die äußere (c_a) und innere (c_i) Coriumlage ein; zwischen * und * sind die Coriumlagen noch nicht oder nur ganz andeutungsweise von einander getrennt.

Sublimat. Boraxkarmin. Paraffin. Osmiumsäure 10%. Holzessig. Kanadabalsam. — Lupe. Vergr. 12.

Fig. 2 (p. 200). Querschnitt durch die Mitte des Rumpfes (Axolotl von 50 mm Länge). Corium noch nicht in drei Lagen getrennt.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — Vergr. 12.

Fig. 3 (p. 200, 204). Querschnitt durch die Rückenhälfte der Mitte des Rumpfes (Axolotl von 78 mm Länge). Lagen des Coriums. Die äußere (c_a) und innere (c_i) Lage vereinigen sich, unter Aufhören der mittleren Lage (c_m) bei * zu einer einheitlichen Lage.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Eosin. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — Vergr. 15.

Fig. 4 (p. 200, 201, 205, 214, 219, 222, 224, 262, 300). Querschnitt durch die Haut des Bauches am Rumpfe (Axolotl von 137 mm Länge). Lagen des Coriums c_a , c_m , c_i . In der mittleren Lage aufsteigende Bindegewebsbündel, insbesondere in der inneren Partie deutlich, so wie besonders die »säulenförmigen« Züge (z) unter den Drüsen (dr).

Sublimat. Paraffin. Indigkarmin-Boraxkarmin. Kanadabalsam. — ZEISS, Oc. I., Obj. B. Zeichenapparat. Vergr. 63.

Fig. 5 (p. 200, 201, 205, 207, 215, 217, 219, 222, 261—263, 299). Längsschnitt durch die Haut von der Seite des Rumpfes, etwas vor der Hinterextremität (Axolotl von 220 mm Länge). Lagen des Coriums (c_a , c_m , c_i). In der mittleren Lage ist eine innere, dichtere Partie (c_m') erkennbar, die jedoch nach außen nicht deutlich abgesetzt ist. Im Unterhautbindegewebe ein großer Lymphraum (lr), so wie Blutgefäße (bg); links ein Blutgefäß, das durch die innere Coriumlage aufsteigt.

Alkohol. Celloidin. VAN GIESON. Kanadabalsam. — ZEISS, Oc. I., Obj. A. Zeichenapparat. Vergr. 44.

Fig. 6 (p. 214—217, 219, 220, 300). Längsschnitt durch die innere Coriumlage von der Seite des Rumpfes (Axolotl von 220 mm Länge). Schichtung der Bindegewebsbündel; aus dem Unterhautbindegewebe (sc) aufsteigende Bündel, die theils in die innere Coriumlage (c_i) umbiegen, theils in die mittlere Coriumlage (c_m) ausstrahlen.

Alkohol. Celloidin. VAN GIESON. Kanadabalsam. — ZEISS, Oc. I., Obj. F. Zeichenapparat. Vergr. 415.

Fig. 7 (p. 211, 212, 214, 215, 238). Diagonalschnitt (s. p. 234 Anm.) durch

die innere Coriumlage der Haut des Bauches (Axolotl von 128 mm Länge). Schichtung der Bindegewebsbündel. Die alternirenden Schichten sind theils längs, theils quer getroffen. Etwas geschrumpft, wodurch jedoch die einzelnen Bündel deutlicher wurden.

Sublimat. Paraffin. Indigkarmin-Boraxkarmin. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 8. Apochr. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000.

Fig. 8 (p. 210, 212, 215, 225). Flächenpräparat der inneren Coriumlage vom Rumpfe (Axolotl von 220 mm Länge); die übrigen Lagen des Coriums und das Unterhautbindegewebe abpräparirt. Zwei einander überkreuzende Fibrillenschichten, deren Bündel stellenweise aus einander weichen, um die, im optischen Durchschnitt erscheinenden aufsteigenden Bündel hindurchtreten zu lassen.

Alkohol. Triphenylrosanilintrisulfosaures Natron. Kanadabalsam. — ZEISS, Oc. I, Obj. F. Zeichenapparat. Vergr. 415.

Fig. 9 (p. 210). Innere Coriumlage vom Rumpfe; abpräparirt und zerzupft. Zusammentreten der Fibrillen zu Bündeln.

Alkohol. Triphenylrosanilintrisulfosaures Natron. Kanadabalsam. — ZEISS, Oc. I, Obj. F. Zeichenapparat. Vergr. 415.

Tafel X.

Fig. 10 (p. 219—221, 241, 298, 300). Querschnitt durch die mittlere Coriumlage der Seite des Rumpfes (Axolotl von 137 mm Länge). Die Bindegewebsbündel durchflechten einander in verschiedener Richtung, doch herrscht die gegen die Oberfläche zustrebende Richtung vor. Mehrere Kerne von eingelagerten Bindegewebszellen, so wie einzelne stärkere Ausläufer derselben (*bz*) zwischen den Bindegewebsbündeln. Rechts ein Leukocyt mit großen Granula (*l*).

Sublimat. Boraxkarmin. Hämatoxylin $\frac{1}{4}\%$ in H_2O . K_2CrO_4 1% in H_2O .

Paraffin. Kanadabalsam. — ZEISS, Oc. I, Obj. F. Zeichenapparat. Vergr. 415.

Fig. 11 (p. 224, 227). Außenlage des Coriums von der Bauchseite des Rumpfes (Axolotl von 123 mm Länge). Epithel abmacerirt und abgepinselt. Tangentialschnitt. Einander überkreuzende Fibrillenbündel. Durch die Lückenräume sind im Präparat die unter dem Corium liegenden Zellen sichtbar, die jedoch in der Zeichnung weggelassen wurden.

30% Alkohol. Hämatoxylin 1% in H_2O . K_2CrO_4 1% in H_2O . Paraffin.

Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 8. Apochr. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000.

Fig. 12 (p. 227). Flächenpräparat des Coriums der Schwanzflosse (Axolotl von 123 mm Länge). Epithel abmacerirt und abgepinselt. Einander überkreuzende Fibrillenbündel; in den Lückenräumen aufsteigende Bündel (*a*). Habitus ähnlich, wie in Fig. 11, doch schwächer vergrößert.

30% Alkohol. Triphenylrosanilintrisulfosaures Natron. Kanadabalsam. — ZEISS, Oc. I, Obj. F. Zeichenapparat. Vergr. 415.

Fig. 13 (p. 219, 221, 222, 224, 245—247, 276—278, 296, 300). Querschnitt durch die äußere und mittlere Coriumlage von der Seite des Rumpfes (Axolotl von 137 mm Länge). In der lockeren mittleren Coriumlage namentlich aufsteigende Bindegewebsbündel (*bb*), die sich gegen die äußere Coriumlage (*ca*) zu verzweigen. Unter der letzteren Bindegewebszellen (*bz*) und zahlreiche farblose Pigmentzellen (*fp*). Links ein mehrkerniger Leukocyt ohne Granula (*l*).

Sublimat. DELAFIELD'sches Hämatoxylin, auf $\frac{1}{8}$ verdünnt und mit Essigsäure angesäuert. Eosin $\frac{1}{2}\%$ in H_2O . Paraffin. Kanadabalsam.

— ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochr. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 500.

Fig. 14 (p. 230—232). Elastische Fasern des Coriums. Längsschnitt durch die Haut der Seite des Rumpfes (Axolotl von 220 mm Länge). Elastische Fasern braunroth gezeichnet. In der inneren Coriumlage (c_i) nur aufsteigende Fasern; in der mittleren Lage zahlreiche aufsteigende Fasern in den säulenförmigen Zügen der Bindegewebsbündel (z) unter einer Drüse (dr).

Alkohol. Boraxkarmin. Saure Orceinlösung (UNNA). Kanadabalsam. — ZEISS, Oc. I, Obj. D. Zeichenapparat (etwas über Objekttischhöhe). Vergr. ca. 175.

Fig. 15 (p. 229). Elastische Fasern des Unterhautbindegewebes, von der Seite des Rumpfes (Axolotl von 220 mm Länge). Corium abpräparirt. Flächenpräparat. Elastische Fasern braunroth gezeichnet.

Alkohol. Saure Orceinlösung (UNNA). Kanadabalsam. — ZEISS, Oc. IV, Obj. F. Zeichenapparat. Vergr. 930.

Fig. 16 (p. 229). Elastische Fasern der Innenlage des Coriums, von der Seite des Rumpfes (Axolotl von 220 mm). Mittlere Lage des Coriums abpräparirt; Einstellung auf die mittlere Dicke der Innenlage. Elastische Fasern (braunroth gezeichnet) im optischen Querschnitt; in Gruppen zusammenliegend. Die Kreuzstreifung der Bindegewebsbündel schwach angedeutet.

Alkohol. Saure Orceinlösung (UNNA). Kanadabalsam. — ZEISS, Oc. IV, Obj. F. Zeichenapparat. Vergr. 930.

Fig. 17 (p. 230, 231, 261, 262). Längsschnitt durch die Innenlage und die innere Partie der Mittellage des Coriums, von der Seite des Rumpfes (Axolotl von 220 mm Länge). Aufsteigende elastische Fasern (braunroth gezeichnet), welche den aufsteigenden Bindegewebsbündeln folgen. In der mittleren Lage eine Pigmentzelle (p), deren Ausläufer ebenfalls den aufsteigenden Bündeln folgen.

Alkohol. Celloidin. Boraxkarmin. Saure Orceinlösung (UNNA). Kanadabalsam. — ZEISS, Oc. I, Obj. F. Zeichenapparat. Vergr. 415.

Fig. 18 (p. 219, 230, 231, 261). Längsschnitt durch die Innenlage und die innere Partie der Mittellage des Coriums, von der Seite des Rumpfes (Axolotl von 220 mm Länge). Aufsteigende elastische Fasern (braunroth gezeichnet), die aus dem Unterhautbindegewebe (sc) rechtwinkelig umbiegen und den aufsteigenden Bindegewebsbündeln folgen. Zwei Seitenzweige, die in die Innenlage (c_i) eintreten. Auffaserung und gekräuselter Verlauf in der Mittellage (c_m).

Alkohol. Celloidin. Boraxkarmin. Saure Orceinlösung (UNNA). Kanadabalsam. — ZEISS, Oc. I, Obj. F. Zeichenapparat. Vergr. 415.

Fig. 19 (p. 208, 233). Unterhautbindegewebe, tiefere Schicht aus einem Tangentialschnitt durch die Haut vom Bauche (Axolotl von 137 mm). Die nur wenig und spitzwinkelig verzweigten Bindegewebszellen (bz); in zweien derselben kleine Pigmenthäufchen (ph). Zwischen den Zellen die gewellten parallel verlaufenden Bindegewebsbündel.

Sublimat. Paraffin. Indigkarmin-Boraxkarmin. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 500.

Fig. 20 (p. 207, 236, 237, 281, 285, 287, 301). Unterhautbindegewebe aus einem Tangentialschnitt durch die Haut vom Bauche (Axolotl von 137 mm Länge). Subcutane Zellennester (zn) und Mastzellen (mz).

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam.
— ZEISS, Oc. I, Obj. D. Zeichenapparat. Vergr. 175.

Fig. 21 (p. 207, 236, 237). Subcutane Zellennester, aus einem Tangentialschnitt durch die Haut vom Bauche (Axolotl von 137 mm Länge).

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam.
ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat.
Vergr. 500.

Tafel XI.

Fig. 22 (p. 235, 237, 239—241, 254). Innenlage des Coriums. Diagonalschnitt durch die Haut des Bauches (Axolotl von 128 mm). Bindegewebszellen und deren Ausläufer. I. der Innenlage nach innen zu flach anliegende Zellen. II. in das Unterhautbindegewebe vorgewölbte Zelle, die mit ihrem Protoplasmakörper in die Innenlage des Coriums hineinreicht und dort parallele, horizontale Ausläufer abgibt. In der an die Innenlage angrenzenden Partie der Mittellage in verschiedener Richtung ziehende Bindegewebszellen.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam.
— ZEISS, Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat.
Vergr. 1000.

Fig. 23 (p. 235, 238, 240, 241). Innenlage des Coriums. Diagonalschnitt durch die Haut des Bauches (Axolotl von 128 mm Länge). Bindegewebszellen und deren Ausläufer. Besonders zahlreiche, senkrecht aufsteigende und die einzelnen Schichten von Zellen und Ausläufern verbindende Fortsätze.

Sublimat. Boraxkarmin. Hämatoxylin $\frac{1}{8}\%$ in H_2O . K_2CrO_4 $\frac{1}{3}\%$ in H_2O .
Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm.
Zeichenapparat. Vergr. 500.

Fig. 24 (p. 238, 239). Innenlage des Coriums. Tangentialschnitt durch die Haut des Bauches (Axolotl von 137 mm Länge). Netz der in der Innenlage gelegenen Bindegewebszellen und ihrer Ausläufer, welche den Richtungen der — nur ganz schwach sichtbaren — einander überkreuzenden Bindegewebsbündel folgen. Kleine Protoplasmaansammlungen an den Verzweigungsstellen der Ausläufer.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. $\frac{1}{2}\%$ Essigsäure. — ZEISS, Komp.-Oc. 8.
Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000.

Fig. 25 (p. 236, 237, 240, 241). Innenlage des Coriums, aus einem Querschnitt durch die Haut von der Seite der vorderen Rumpfhälfte (Axolotl von 137 mm Länge). »Subcutanes Zellennest« (zn), die Fortsätze der Zellen treten an einem aufsteigenden Bindegewebsbündel (a) in das Corium ein. Längs der aufsteigenden Bündel und in den horizontalen Schichten Zellenausläufer.

Sublimat. Boraxkarmin. Osmiumsäure $\frac{1}{4}\%$. Holzeisig. Paraffin. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 500.

Fig. 26 (p. 237, 254). Innenlage des Coriums, aus einem Diagonalschnitt durch die Haut des Bauches (Axolotl von 128 mm Länge). Bindegewebszelle, welche mit ihrem Kern senkrecht die Innenlage des Coriums durchsetzt und in ihr horizontale Ausläufer aussendet.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam.
— ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat.
Vergr. 500.

Fig. 27 (p. 235–238, 240, 241, 244). Diagonalschnitt durch die innere und mittlere Lage des Coriums vom Bauche (Axolotl von 128 mm Länge). Bindegewebszellen beider Lagen sehr charakteristisch; in der mittleren Lage sehr schön die Zellen, welche in den zu einer Drüse (*dr*) aufsteigenden Bindegewebsbündeln (*z*) liegen.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam.

— ZEISS, Oc. I, Obj. F. Zeichenapparat. Vergr. 415.

Fig. 28 (p. 242, 244, 263). Tangentialschnitt durch die mittlere Coriumlage von der Seite des Rumpfes (Axolotl von 137 mm Länge). Bindegewebszellen, um zwei Drüsen (*dr*) konzentrisch angeordnet. Pigmentzellen (*p*) stark kontrahiert.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam.

— ZEISS, Oc. I, Obj. D. Zeichenapparat. Vergr. 175.

Fig. 29 (p. 244). Bindegewebszelle der mittleren Coriumlage mit Pigmenthäufchen (*ph*) in der Nähe des Kernes. Aus einem Querschnitt durch die Haut von der Seite des Rumpfes (Axolotl von 137 mm Länge).

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam.

— ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat.

Vergr. 500.

Tafel XII.

Fig. 30 (p. 242, 243). Netzförmig verbundene Bindegewebszellen der mittleren Lage des Coriums. Aus einem Tangentialschnitt durch die Haut des Bauches (Axolotl von 137 mm Länge).

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam.

— ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat.

Vergr. 500.

Fig. 31 (p. 246). Netz der Bindegewebszellen, welche der Außenlage des Coriums nach innen zu anliegen. Aus einem Tangentialschnitt durch die Haut des Bauches (Axolotl von 137 mm Länge).

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam.

— ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat.

Vergr. 500.

Fig. 32 (p. 224, 245, 247). Verbindung der untersten Schicht der Epidermiszellen (*ep*) mit einer der äußeren Coriumlage (*c_a*) nach innen zu anliegenden Bindegewebszelle (*bx*). Aus einem Querschnitt durch die Haut von der Seite des Rumpfes (Axolotl von 137 mm Länge).

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam.

— ZEISS, Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat.

Vergr. 1000.

Fig. 33 (p. 227, 263, 299). Querschnitt durch den dorsalen Flossensaum des Schwanzes (Axolotl von 137 mm); die dorsale Kante und die Basis sind weggelassen. Das Corium (*c*) ist überall einfach, ohne Differenzierung in die drei Lagen.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam.

— ZEISS, Oc. I, Obj. A. Zeichenapparat. Vergr. 44.

Fig. 34 (p. 226, 263). Übergangszone des Coriums. Aus einem Querschnitt durch den Schwanz (Axolotl von 128 mm; etwa 17 mm hinter der Kloake), von der gleichen Serie wie Fig. 1. ** entspricht der gleich bezeichneten Stelle in der linken dorsalen Partie der Fig. 1. → *D*, Richtung nach der dorsa-

len Flossenkante. Allmähliche Verdrängung der mittleren Coriumlage (c_m) gegen die Dorsalseite (D) hin. Die äußere Lage ist in Folge der schwachen Vergrößerung nicht deutlich. Bei ** ist das Corium (c) einheitlich geworden.

Sublimat. Boraxkarmin. Osmiumsäure $\frac{1}{2}\%$. Holzessig. Paraffin. Kanadabalsam. — ZEISS, Oc. I, Obj. A. Zeichenapparat. Vergr. 44.

Fig. 35 (p. 216, 226, 248, 263). Übergangszone des Coriums, stärker vergrößert. Aus einem Querschnitt durch den Schwanz (Axolotl von 128 mm, 30 mm von der Schwanzspitze). ** entspricht der gleich bezeichneten Stelle in der rechten dorsalen Partie von Fig. 1. $D \leftarrow$, Richtung nach der dorsalen Flossenkante. Die mittlere Coriumlage (c_m) wird gegen die Dorsalseite (D) zu schmaler, um dann, unter Aneinanderlagerung der äußeren (c_a) und inneren (c_i) Coriumlage, ganz aufzuhören. In der mittleren Coriumlage sind die aufsteigenden Bindegewebsbündel (bb) viel lockerer als am Rumpfe.

Sublimat. Boraxkarmin. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 500.

Fig. 36 (p. 249). Bindegewebszellen, welche dem Corium der Schwanzflosse nach innen zu anliegen und mit ihren Fortsätzen in dasselbe eintreten. Aus einem Flächenpräparat des Coriums (Axolotl von 123 mm Länge). Das abmacerirte Epithel wurde abgeschabt und abgepinselt. Die Zellen selbst liegen unterhalb des Coriums, während namentlich die feineren, zwischen ihnen ausgespannten, an einzelnen Stellen netzförmig verbundenen Fortsätze innerhalb des Coriums sich ausbreiten.

30% Alkohol. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Wasser. — ZEISS, Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000.

Tafel XIII¹.

Fig. 37 (p. 227, 249—252, 256—258, 277, 278). Verbindungen von Epidermiszellen (ep) mit den unter dem Corium (c) gelegenen Bindegewebszellen (bx). Aus einem Querschnitt durch die dorsale Schwanzflosse (Axolotl von 137 mm Länge; ziemlich nahe bei der Flossenkante). In der mittleren, unter dem Corium gelegenen Bindegewebszelle ein Pigmenthäufchen (ph). Unter den Bindegewebszellen auch zahlreiche Schnitte durch die Ausläufer »farbloser« Pigmentzellen (fp), welche in den Lymphspalten liegen.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000.

Fig. 38 (p. 227, 250—252, 254, 257—259, 263, 277). Verbindungen der Epidermiszellen (ep) mit den Bindegewebszellen (bx) des Coriums (c). Aus einem Querschnitt durch die dorsale Schwanzflosse (Axolotl von 137 mm Länge). Im Corium mehrere über einander liegende Schichten von Bindegewebs-

¹ Mit Rücksicht auf den Raum ließen sich die Figuren, welche Querschnitte durch das Corium der Schwanzflosse darstellen, nicht in einer, der Darstellung im Text entsprechenden Reihenfolge anordnen. Die folgende Aufzählung giebt ungefähr die Reihenfolge wieder, wie die einzelnen Figuren von der Basis der Flosse bis zur Flossenkante auf einander folgen: Fig. 44, Fig. 43, Fig. 41, Fig. 38, Fig. 42, Fig. 39, Fig. 40, Fig. 37. Die letzte Figur entspricht also den der Flossenkante am nächsten liegenden Partien.

zellenausläufern und Pigmentzellen (*p*). Eine unter dem Corium gelegene Zelle (*bx*) mit senkrecht aufsteigendem Fortsatz.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam.
— ZEISS, Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat.
Vergr. 1000.

Fig. 39 (p. 227, 250—252, 256—259, 277, 278). Verbindungen der Epidermiszellen (*ep*) mit den Bindegewebszellen (*bx*) des Coriums (*c*). Aus einem Querschnitt durch die dorsale Schwanzflosse (Axolotl von 137 mm Länge). Im Corium (*c*) eine Bindegewebszelle (*bx*), welche mit den Epidermiszellen, wie mit den unter dem Corium sich ausbreitenden Ausläufern von Bindegewebszellen in Verbindung steht. Unter letzteren Ausläufer von farblosen Pigmentzellen (*fp*). In das Corium treten Äste eines Bindegewebsbündels (*bb*) aus dem Gallertgewebe (*g*) ein.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam.
— ZEISS, Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat.
Vergr. 1000.

Fig. 40 (p. 227, 250—252, 256—259, 277, 278). Verbindungen von Epidermiszellen (*ep*) mit den Bindegewebszellen (*bx*) des Coriums (*c*). Aus einem Querschnitt durch die dorsale Schwanzflosse (Axolotl von 137 mm Länge). Im Corium (*c*) mehrere Schichten von Ausläufern der unter dem Corium liegenden Bindegewebszellen (*bx*), jedoch keine ganzen, kernhaltigen Zellen. Im Unterhautbindegewebe Ausläufer von farblosen Pigmentzellen. Bei I Endigung eines in das Corium aufsteigenden Bindegewebsbündels (*bb*) unter der Epidermis. Betr. II vgl. p. 258; betr. III p. 259.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam.
— ZEISS, Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat.
Vergr. 1000.

Fig. 41 (p. 227, 245, 251, 252, 254, 257—259, 263). Verbindungen von Epidermiszellen (*ep*) mit den Bindegewebszellen (*bx*) des Coriums (*c*). Aus einem Querschnitt durch die dorsale Schwanzflosse (Axolotl von 137 mm Länge). Ausbreitung des aufsteigenden Fortsatzes einer unter dem Corium gelegenen Bindegewebszelle, deren Kern in einem der nächsten Schnitte der Serien enthalten ist. Die Ausläufer der Bindegewebszellen im Gallertgewebe treten an die Bindegewebsbündel (*bb*) heran. Bei I Endigung eines in das Corium aufsteigenden Bindegewebsbündels unter der Epidermis.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Eosin. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000.

Fig. 42 (p. 227, 249, 251, 252, 255, 257, 258, 263, 267, 270). Verbindung von Epidermiszellen (*ep*) mit den Bindegewebszellen (*bx*) des Coriums (*c*). Aus einem Querschnitt durch die dorsale Schwanzflosse (Axolotl von 137 mm Länge). Bindegewebszelle im Corium, deren Kern rechtwinkelig geknickt ist.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Eosin. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000.

Fig. 43 (p. 227, 249—252, 256—259, 277, 278). Verbindung von Epidermiszellen (*ep*) mit Ausläufern der Bindegewebszellen (*bx*) des Coriums (*c*). Ausbreitung der farblosen Pigmentzellen in und unter dem Corium. Aus einem Querschnitt durch die dorsale Schwanzflosse (Axolotl von 137 mm Länge). Dem Corium liegt nach innen zu eine Bindegewebszelle (*bxI*).

an, welcher ein parallel verlaufender starker Fortsatz einer farblosen Pigmentzelle (*fp*) angeschmiegt ist (*II*). Im Corium, in welchem die Schichtung der Bindegewebsbündel schwach angedeutet ist, sind zahlreiche Fortsätze von farblosen Pigmentzellen (*fp*), welche deutlich in Spalträumen liegen.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Eosin. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000.

Fig. 44 (p. 227, 250—252, 254, 258, 279). Bindegewebszellen (*bx*), deren Kerne und Zellkörper aus dem Gallertgewebe (*g*) senkrecht durch das Corium (*c*) aufsteigen. Aus einem Querschnitt durch die dorsale Schwanzflosse (Axolotl von 137 mm Länge). Im Corium ist die Schichtung der Bindegewebsbündel schwach angedeutet. Unter dem Corium und an einer Stelle im Corium Pigmentzellen, welche theils schwarze, theils farblose Körnchen enthalten (*pg*). Bei *I* Epidermiszelle mit einem großen basalen Fortsatz.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000.

Tafel XIV.

Fig. 45 (p. 227, 252). Ausläufer der Bindegewebszellen im Corium der ventralen Schwanzflosse (Axolotl von 123 mm Länge). Flächenpräparat. Epidermis abmacerirt und abgeschabt. Die feineren Ausläufer folgen den einander überkreuzenden Bindegewebsbündeln; an den Verzweigungsstellen kleine Protoplasmaansammlungen.

30% Alkohol. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000.

Fig. 46 (p. 227, 262—263). Netzförmig verbundene Pigmentzellen der mittleren Coriumlage, unmittelbar unter der äußeren Coriumlage. Flächenansicht. Aus einem Tangentialschnitt durch die Haut von der Seite des Rumpfes (Axolotl von 128 mm Länge).

Sublimat. Boraxkarmin. BLOCHMANN'sche Methode. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 500.

Fig. 47 (p. 227, 279). Pigmentzelle mit gemischten, theils schwarzen, theils farblosen Körnchen. Aus einem Querschnitt durch die Haut von der Seite des Rumpfes (Axolotl von 137 mm Länge); die Zelle liegt in der äußeren Partie der mittleren Coriumlage.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 500.

Fig. 48 (p. 277). Netzförmig verbundene »farblose« Pigmentzellen, aus der äußeren Partie der mittleren Coriumlage, unmittelbar unter der äußeren Coriumlage. Flächenansicht. Aus einem Tangentialschnitt durch die Haut von der Seite des Rumpfes (Axolotl von 137 mm Länge).

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 500.

Fig. 49 (p. 279). Pigmentzelle mit gemischten, theils schwarzen, theils farblosen Körnchen. Aus einem Tangentialschnitt durch die Haut von der Seite des Rumpfes. Die Zelle liegt in der äußeren Partie der

mittleren Coriumlage, unmittelbar unter der äußeren Coriumlage. Ein Theil der Ausläufer enthält fast ausschließlich farblose Körnchen.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam.
— ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat.
Vergr. 500.

Fig. 50 (p. 251, 252, 256—258, 263). Pigmentzelle, welche theils unter, theils in dem Corium liegt. Aus einem Querschnitt durch die dorsale Schwanzflosse (Axolotl von 137 mm Länge).

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Eosin. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000.

Fig. 51 (p. 251, 252, 255—258, 263, 267, 269, 274, 277). Pigmentzelle (*p*), deren Ausläufer sich aus dem Gallertgewebe der Schwanzflosse (*g*) durch das Corium (*c*) hindurch in die Epidermis (*ep*) erstrecken, so wie Verbindung von Zellen der Epidermis mit den in und unter dem Corium gelegenen Bindegewebszellen (*bx*). Aus einem Querschnitt durch die dorsale Schwanzflosse (Axolotl von 137 mm Länge). Die Ausläufer der Pigmentzelle, deren Kern in einem anderen Schnitte liegt, liegen im Epithel deutlich in den Interzellularräumen. Im Corium verläuft die Pigmentzelle längs einer Bindegewebszelle (*I, bx*), welche mit ihrem Kern das Corium senkrecht durchsetzt und sich sowohl mit den Zellen der Epidermis wie mit anderen Bindegewebszellausläufern verbindet. Bei II eine Verbindung einer Epidermiszelle mit den unter dem Corium liegenden Bindegewebszellen, welche die ganze Dicke des Coriums durchsetzt.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam.
— ZEISS, Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat.
Vergr. 1000.

Fig. 52 (p. 245, 250—252, 254, 256, 257, 258, 263, 267, 269, 270, 274). Pigmentzellen, so wie Zellverbindungen. Aus einem Querschnitt durch die dorsale Schwanzflosse (Axolotl von 137 mm Länge). Eine Pigmentzelle (*p I*), die einem Blutgefäß (*bg*) anliegt und einen Fortsatz ins Corium (*c*) entsendet, der dort Ausläufer abgibt. Eine zweite Pigmentzelle (*p II*), in einem stark erweiterten Interzellularraum der Epidermis (*ep*), giebt ebenfalls Fortsätze ins Corium (*c*) ab. In diesem mehrfach Verbindungen der Ausläufer der Bindegewebszellen mit den Epidermiszellen (*ep*), so wie der große, horizontale Ausläufer abgebende, aufsteigende Fortsatz einer Bindegewebszelle (*III*), welche mit ihrem, den Kern umschließenden Haupttheil außerhalb des Coriums gelegen ist.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam.
— ZEISS, Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat.
Vergr. 1000.

Tafel XV.

Fig. 53 (p. 263, 264). Pigmentzelle von der Schwanzflosse (Axolotl von 123 mm Länge). Flächenpräparat des Coriums; Epithel abmacerirt und abgepinselt. Die Zelle liegt theils im Corium, theils darunter. Darinnen liegen die verzweigten Ausläufer, welche der Anordnung der Bindegewebsbündel folgen, darunter der den Kern umschließende Theil der Zelle und der in der Figur nach links unten gerichtete Fortsatz. Die tiefer liegenden Theile sind heller gezeichnet.

30% Alkohol. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 500.

Fig. 54 (p. 281, 285, 288, 296, 300). Mastzellen in der äußeren Partie der mittleren Coriumlage. Aus einem Querschnitt durch die Haut von der Seite des Rumpfes (Axolotl von 137 mm Länge).

Sublimat. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — ZEISS, Oc. I, Obj. D. Zeichenapparat. Vergr. 175.

Fig. 55 (p. 281, 285). Mastzelle aus dem Unterhautbindegewebe. Aus einem Flächenschnitt durch die Haut von der Seite des Körpers (Axolotl von 127 mm Länge).

Sublimat. Boraxkarmin. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 500.

Fig. 56 (p. 263, 296). Mehrkerniger Leukocyt ohne Granula, mit Pseudopodien. Aus einem Querschnitt durch die Haut von der Seite des Rumpfes (Axolotl von 137 mm Länge).

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 500.

Fig. 57 (p. 263, 296). Zweikerniger Leukocyt mit kleinen Granula. Aus einem Querschnitt durch die Haut des Bauches (Axolotl von 137 mm Länge). Die Granula sind im Präparat leuchtend roth gefärbt, der Kern violett.

Sublimat. Paraffin. DELAFIELD'sches Hämatoxylin. Orange. Eosin. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 500.

Fig. 58 (p. 263, 296). Einkerniger Leukocyt mit großen Granula. Aus einem Querschnitt durch die Haut des Bauches (Axolotl von 137 mm Länge). Die Granula sind im Präparat wie der Kern violett gefärbt, jedoch ein wenig mehr ins Blaue spielend als dieser.

Sublimat. Paraffin. DELAFIELD'sches Hämatoxylin. Orange. Eosin. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 500.

Fig. 59 (p. 263, 298). Einkerniger Leukocyt mit großen Granula, ein breit-loboses Pseudopodium bildend. Aus einem Querschnitt durch die Haut von der Seite des Rumpfes (Axolotl von 137 mm Länge). Die Granula sind im Präparat blass-, der Kern tiefviolett gefärbt.

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergrößerung 500.

Fig. 60 (p. 275, 296, 298). Einkerniger Leukocyt, welcher zum Theil in der mittleren Coriumlage, zum Theil in der Epidermis liegt; er enthält ganz wenige, blass-violette Granula und vier, vereinzelt liegende schwarze Pigmentkörnchen. Aus einem Diagonalschnitt durch die Haut des Bauches (Axolotl von 128 mm Länge).

Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — ZEISS, Komp.-Oc. 4. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 500.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	155
I. Übersicht über den gegenwärtigen Stand der Frage nach dem Vorkommen von Zellverbindungen im thierischen Organismus	156
1. Verbindungen zwischen den Zellen der Bindesubstanzen	156
2. Verbindungen zwischen den Zellen des Nervengewebes	162
3. Verbindungen zwischen den Zellen epithelialer Gewebe	164
4. Verbindungen zwischen den Zellen des Muskelgewebes	165
5. Verbindungen zwischen Ei- und Follikel-epithelzellen	166
6. Verbindungen zwischen den Zellen verschiedener Gewebe	167
7. Verbindungen embryonaler Zellen	169
8. Verbindung aller Zellen im thierischen Organismus	170
II. Gang und leitende Gesichtspunkte der eigenen Untersuchungen	176
III. Die Verbindungen von Epithel- und Bindegewebszellen, sowie der Bindegewebszellen unter einander in der Haut des Axolotls	182
A. Untersuchungsmaterial und Technik	184
a. Material	184
b. Technik	184
1. Konservirung	186
2. Einbettung und Aufkleben der Schnitte	188
3. Färbungsmethoden	189
4. Abbildungen	195
B. Frühere Untersuchungen über die Haut des Axolotls	196
C. Bau und Entwicklung des Coriums des Axolotls im Allgemeinen	199
D. Das Corium des Rumpfes und Schwanzes beim ausgebildeten Axolotl	205
a. Die Bindegewebsbündel	206
1. Das Unterhautbindegewebe	207
2. Die innere Coriumlage	208
3. Die mittlere Coriumlage	218
4. Die äußere Coriumlage	223
5. Das Corium der Flossensäume	225
b. Die elastischen Fasern	228
1. Das Unterhautbindegewebe	228
2. Die innere Coriumlage	229
3. Die mittlere und äußere Coriumlage	231
c. Die Bindegewebszellen	232
1. Das Unterhautbindegewebe	233
2. Die innere Coriumlage	233
3. Die mittlere und äußere Coriumlage	241
4. Das Corium der Flossensäume	248
d. Die Pigmentzellen	261
e. Die farblosen Pigmentzellen	276
f. Mastzellen (Clasmatoocyten)	284
g. Leukocyten	295
h. Blutgefäße	299
i. Nerven	300
E. Zusammenfassende und kritische Besprechung der in der Haut des ausgebildeten Axolotls beobachteten Zellverbindungen	302
Litteraturverzeichnis	306
Erklärung der Abbildungen	314

Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren.

Ein Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung und Ausbildung der Keimdrüsen bei den Insekten.

Von

Karl Grünberg.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel XVI—XVIII.

Einleitung.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden an den postembryonalen Entwicklungsstadien verschiedener Schmetterlinge [*Bombyx mori* (L.), *Phalera bucephala* (L.), *Gastropacha rubi* (L.), *Pieris brassicae* (L.) und *Vanessa io* (L.)] von den kurz vor dem Ausschlüpfen befindlichen Räumchen bis zur Puppe und theilweise bis zum Imaginalstadium vorgenommen. Sie sollten zunächst dem Zwecke dienen, eine noch genauere Kenntnis vom Ursprung und der Bedeutung jener eigenthümlichen, an der Spitze der embryonalen und postembryonalen Hodenschläuche und Eiröhren gelegenen Zelle zu erlangen, die nach ihrem Entdecker gewöhnlich als »VERSON'sche Zelle« bezeichnet wird. Dabei mussten die Untersuchungen weiter ausgedehnt werden und erstreckten sich so auch auf die Differenzirung der verschiedenen Zellelemente der Keimdrüsen, besonders der Ovarien.

Durch die Untersuchungen VERNON's über die Spermatogenese beim Seidenspinner war im Hoden der Seidenraupe die erwähnte sehr große Zelle bekannt geworden, welche nach der Ansicht ihres Entdeckers durch amitotische Theilung ihres Kerns den Spermatogonien den Ursprung geben sollte. CHOŁODKOWSKY fand diese Zelle außer bei *Bombyx* noch bei *Papilio*, *Vanessa* und *Hyponomeuta*; außerdem fand er ähnliche Verhältnisse auch bei Vertretern anderer Insektenordnungen, so bei Larven von *Phryganea* (Neuropteren), bei *Laphria* (Dipteren) und bei *Syromastes* (Hemipteren). Er glaubte wie VERNON,

dass man es hier mit Urkeimzellen zu thun habe, behauptete jedoch im Gegensatz zu diesem Forscher, dass die Theilung der Kerne der fraglichen Zellen überall eine typisch mitotische sei. TOYAMA untersuchte an *Bombyx mori* genauer den Entwicklungsgang der von VERNON aufgefundenen Zelle, welche er außer im Hoden auch im jungen Ovarium nachweisen konnte, und nannte sie nach ihrem Entdecker die »VERNON'sche Zelle«. Er konnte sie in ihrer Anlage bis zu ganz jungen Raupen zurückverfolgen und glaubte ihre Entstehung aus einer Zelle der bindegewebigen Hülle des Hodens nachweisen zu können, die durch Einstülpung in das Innere der Hodenschläuche gelangen sollte. Seiner Ansicht nach hat die VERNON'sche Zelle mit der Bildung der Spermatogonien nichts zu thun; sie dient denselben nur als Nährzelle. Der Kern der VERNON'schen Zelle theilt sich amitotisch, aber erst am Ende ihrer Vegetationsperiode. Bei der Imago findet Degeneration statt. V. LA VALETTE ST. GEORGE konnte später die Beobachtungen TOYAMA's im Allgemeinen bestätigen, doch ließ er die VERNON'sche Zelle nicht aus einer Zelle der bindegewebigen Hülle, sondern aus einer Spermatogonie entstehen. Auch er beobachtete die VERNON'sche Zelle im Ovarium.

Aus diesen kurzen Angaben geht hervor, dass die Ansichten der Forscher über die Natur der VERNON'schen Zelle weit aus einander gehen. Es soll desshalb hier versucht werden, auf Grund einer neuen Untersuchung Entstehung, Entwicklungsgang und Funktion der VERNON'schen Zelle nach Möglichkeit klar zu legen.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. E. KORSCHULT, fühle ich mich zu herzlichstem Danke verpflichtet, für das stets gleich bleibende weitgehende Interesse an meinen Untersuchungen.

Material und Untersuchungsmethode.

Die Präparation der Geschlechtsorgane, an denen die vorliegenden Untersuchungen ausgeführt wurden, ist, auch bei den Raupen, im Allgemeinen bekanntlich eine sehr einfache. Bei den Embryonen und den jungen Räumchen dagegen ist es, wegen der Kleinheit der Objekte, nicht thunlich, die Geschlechtsorgane herauszupräpariren. Die Embryonen wurden daher in toto konservirt, und bei den 5 bis 15 mm langen Räumchen wurde das Segment, welches die Genitalanlagen enthält, herausgeschnitten und nach Entfernung des Darmes ebenfalls in toto konservirt. Es ist zweckmäßig, den Darm herauszunehmen, da derselbe mit kleinen Blattstückchen angefüllt ist, welche leicht zwischen die Gewebe gerathen und auf den Präparaten sehr

störend wirken können. Von verschiedenen Konservierungsflüssigkeiten, welche erprobt wurden, lieferte bei dieser Methode starke FLEMMING'sche Lösung bei Weitem die besten Resultate. Ich ließ dieselbe gewöhnlich 24 Stunden lang auf die Objekte einwirken. Beim Schneiden muss man, um gute Sagittalschnitte durch die Genitalanlagen zu erhalten, die in toto konservierten Objekte etwas schräg orientiren, weil die Sagittalebene der Geschlechtsorgane nicht genau mit der Frontalebene des Thieres zusammenfällt.

Bei den älteren Stadien wurden die durch Präparation gewonnenen Geschlechtsorgane in Platinchlorid-Osmium-Essigsäure konservirt.

Als Färbungsmittel diente die HEIDENHAIN'sche Eisen-Hämatoxylinmethode.

I. Untersuchungen über die Apicalzelle (Verson'sche Zelle).

A. *Bombyx mori* L.

1. Hoden.

Allgemeine morphologische Verhältnisse der jungen Hodenanlage.

Die jüngsten Raupen, welche zur Untersuchung gelangten, wurden noch als Embryonen der Eischale entnommen. Sie standen einige Tage vor dem Ausschlüpfen und waren bereits geschlechtlich differenziert, eine Thatsache, deren auch bei TOYAMA und v. LA VALETTE ST. GEORGE Erwähnung geschieht. Hoden und Ovarien sind auf diesem frühen Stadium einander außerordentlich ähnlich. In der Form der ganzen Anlage, in der Gestalt der Genitalschläuche, besonders aber in dem Aussehen der Keimzellen zeigen sie eine weitgehende Übereinstimmung (Figg. 1, 18). TOYAMA und v. LA VALETTE ST. GEORGE haben bereits darauf hingewiesen, dass es sehr schwierig ist, Spermatogonien und Oogonien in den jungen Genitalanlagen von einander zu unterscheiden. Meines Erachtens existirt auf diesen jungen Stadien ein Unterschied in der äußeren Erscheinung der Keimelemente beider Geschlechter überhaupt nicht. Dagegen sind in der Größe der Genitalanlage und in der Lage der im Embryo bereits vorhandenen Ausführungsgänge zwei Unterscheidungsmerkmale gegeben. v. LA VALETTE ST. GEORGE hat bereits den Unterschied in der Größe hervorgehoben: der junge Hoden ist bei gleichalterigen Embryonen größer als das junge Ovarium (Figg. 1, 18). Indessen wird es in vielen Fällen, besonders wenn es sich um die Untersuchung von Schnitt-

serien handelt, recht schwierig, wenn nicht unmöglich, auf dieser Grundlage ein sicheres Urtheil zu fällen. Das letztere ist dagegen immer möglich, wenn man sich nach der Lage der Ausführungsgänge orientirt. Schon TOYAMA hat darauf aufmerksam gemacht, dass beim Hoden die Ausführungsgänge auf den einander zugekehrten Seiten der paarigen Genitalanlagen inseriren, beim Ovarium dagegen auf den von einander abgewendeten Seiten. Beim Untersuchen der jüngsten Stadien richtete ich mich immer nach der Lage der Ausführungsgänge und konnte so in allen Fällen Hoden und Ovarien von einander unterscheiden.

Die junge Hodenanlage hat im Allgemeinen eine nierenförmige Gestalt (Fig. 1). Die Seite, von welcher aus die Bildung der Hodenschläuche erfolgt, und welche wir demgemäß als vordere Seite bezeichnen müssen, ist stark gewölbt. Die ihr gegenüberliegende hintere Seite weist eine flache Einbuchtung auf, in welcher sich der Ausführungsgang ansetzt, in den die vier Hodenschläuche einmünden. Der Ausführungsgang stellt auf diesen frühen Stadien noch einen soliden Zellstrang dar. Wie bereits erwähnt, sind bei den männlichen Genitalanlagen die Ausführungsgänge einander zugekehrt.

Die Genitalanlage ist von einer doppelten Hülle umgeben. Die Hodenschläuche sind zunächst von einer dünnen strukturlosen Membran, der Hüllmembran (Fig. 1 *HM*), umschlossen. Auf dieselbe folgt nach außen noch eine Hülle von lockerem Bindegewebe (Fig. 1 *Bgw.H*), in welcher große, helle Kerne eingelagert liegen, welche oft große Ähnlichkeit mit den Kernen der Keimzellen erkennen lassen. Die innere Hüllmembran wird jedenfalls von der äußeren Hülle ausgeschieden.

Bei den Embryonen der erwähnten Altersstufe hat bereits die Theilung des Hodens in vier Fächer oder Hodenschläuche begonnen. Von der vorderen, stark gewölbten Seite des Hodens, welche dem Ausführungsgange gegenüber liegt, dringen drei von der Hüllmembran gebildete Falten durch das Hodenlumen gegen den Ausführungsgang vor (Fig. 1). Sie erreichen denselben noch nicht, sondern sind erst etwas über die Hälfte in das Lumen vorgedrungen, so dass die auf diese Weise gebildeten vier Fächer vor dem Ausführungsgang in einen gemeinsamen Raum ausmünden. Wir müssen demnach die Bildung der Hodenschläuche auf drei faltenartige Einstülpungen der Hüllmembran zurückführen, welche allmählich gegen den Ausführungsgang vordringen und so das bis dahin einheitliche Hodenlumen in vier getrennte Abschnitte zerlegen. Schon TOYAMA hat die Ansicht

ausgesprochen, dass die Bildung der Hodenschläuche auf die hier beschriebene Weise vor sich gehe: »When the larva is about to be hatched, three depressions appear on the follicular wall. These gradually deepen until four cavities are formed.« Von diesen Vorgängen giebt TOYAMA zwei Abbildungen. Auf seiner Fig. 5 hat die Bildung der vier Hodenfächer bereits begonnen, während Fig. 4 ein jüngeres Stadium darstellen soll, auf welchem das Lumen der Genitalanlage noch einheitlich ist, und zwar den Hoden eines Embryos zwei Tage vor dem Ausschlüpfen. Die Embryonen, welche zu den vorliegenden Untersuchungen dienten, waren etwa von gleichem Alter, vielleicht zum Theil noch etwas jünger; bei allen jedoch waren die Scheidewände der Hodenfächer schon ziemlich weit, wie oben beschrieben, gegen den Ausführungsgang vorgedrungen. Ich halte es nicht für wahrscheinlich, dass bei zwei Stadien von ungefähr gleichem Alter derartig weitgehende Verschiedenheiten in der Höhe der Entwicklung vorhanden sein können und möchte daher die Vermuthung aussprechen, dass TOYAMA's Fig. 4 nicht, wie dieser Forscher meint, einen Längsschnitt durch den ganzen Hoden, sondern einen Querschnitt durch ein einzelnes Hodenfach darstellt.

Im Innern der Hodenschläuche fallen vor Allem die Spermatogonien auf (Fig. 1 *Spg*). Es sind große, helle, auf dem Schnitt meist kreisförmige Kerne mit einem Nucleolus, der in der Regel eine centrale Lage einnimmt, zuweilen auch mit deren zwei. Außer dem Nucleolus enthalten die Spermatogonien noch zahlreiche kleine Chromatinkörnchen, welche meist eine periphere Anordnung zeigen und der Kernmembran unmittelbar angelagert sind. Sie bilden daher auf Schnitten dicht unter der Peripherie des Kernes einen Ring. Indessen finden sich Chromatinkörner auch in der Mitte der Spermatogonienkerne und manchmal sind sie ganz unregelmäßig durch dieselben vertheilt.

Gewöhnlich sind die Spermatogonien von schmalen hellen Zellgrenzen umgeben, welche indessen auf den Schnitten nicht immer deutlich hervortreten. Im Übrigen ist das ganze Lumen des Hodens erfüllt von einer gleichmäßigen feinkörnigen Plasmamasse, in welcher alle zelligen Elemente eingebettet liegen. Diese Plasmamasse entspricht dem Cytoplasma der Keimzellen.

V. LA VALETTE ST. GEORGE hat im jungen Hoden zwischen den Spermatogonien »einzelne, ovale, mit vielen Kernkörperchen versehene Kerne« gefunden, welche er von den Spermatogonien unterscheidet. Ich habe mich oft vergeblich bemüht, derartige Kerne auf-

zufinden. Kleine Unterschiede in Form und Chromatinvertheilung scheinen mir zu geringfügig und vor Allem zu wenig konstant, um daraus auf eine Verschiedenheit des Charakters zu schließen. Auch ist in den Zeichnungen v. LA VALETTE ST. GEORGE's kein Anhaltspunkt gegeben, da die fraglichen Kerne dortselbst nicht abgebildet sind.

Dagegen findet man zwischen den Keimzellen eine andere, auch von v. LA VALETTE ST. GEORGE bereits beschriebene Art von Gebilden, die sogenannten »Hodenkörperchen«. Es sind dies intensiv färbbare, kleinere und größere Körnchen, die in konservirtem Zustande große Ähnlichkeit mit kleinen Kernen haben (Fig. 1 *HK*). Umgeben sind die Hodenkörperchen von deutlich erkennbaren hellen Höfen. Sie finden sich nie in größerer Anzahl bei einander, sondern kommen immer nur vereinzelt vor. Nach v. LA VALETTE ST. GEORGE kommen die Hodenkörperchen nur im Hoden vor. Indessen gelang es mir, im Ovarium, wenn auch sehr vereinzelt, ganz entsprechende Gebilde aufzufinden. Es besteht demnach nach meinen Untersuchungen in diesem Punkte zwischen Hoden und Ovarien kein Unterschied.

So lange die Hodenschläuche noch nicht abgeschlossen sind, findet man in dem Raum zwischen denselben und dem Ausführungsgang Kerne, welche bedeutend kleiner sind als die der Spermatogonien, sonst aber diesen vollkommen gleichen (Fig. 1 *hK*). Nachdem die Bildung der Hodenschläuche vollzogen ist, sind die kleinen Kerne am hinteren Ende derselben nicht mehr zu beobachten. Sie werden jedenfalls zum Aufbau der vorderen Strecke des Ausführungsganges verwandt.

Erstes Auftreten der Apicalzelle.

Schon im embryonalen Hoden fällt am vorderen verbreiterten Ende eines jeden Hodenfaches eine stärkere Anhäufung der erwähnten feinkörnigen Plasmamasse auf, indem hier die Spermatogonien etwas von der Wand zurücktreten. Ungefähr in der Mitte dieser Plasmaanhäufung, der Hüllmembran des Hodenfaches genähert, liegt ein Kern, der sich in keiner Beziehung von den Kernen der Spermatogonien unterscheidet. Das ganze Gebilde, welches durch seine Größe auffällt, macht den Eindruck einer selbständigen Zelle (Fig. 1 *Apz*). Dieselbe zeigt im Allgemeinen eine flach kegelförmige Gestalt. Sie beginnt mit stark verbreiteter Basis an der Innenfläche der Hüllmembran und ragt mit ihrer Spitze in das Innere des Hodenschlauches

vor (Fig. 1), wo sie vermittels eines mehr oder weniger breiten Plasmastranges kontinuierlich in das den Raum des Hodens erfüllende Plasma übergeht. Dagegen ist das Plasma der Zelle selbst in allen Fällen durch seine größere Dichte und seine dadurch bedingte dunklere Färbung von dem Plasma der Spermatogonien zu unterscheiden. Die seitliche Begrenzung der Zelle tritt gewöhnlich deutlich hervor. Ein nur in ganz wenigen Fällen seitlich zwischen dem Zellkörper und den Spermatogonien auftretender schmaler heller Spaltraum ist wohl als eine Folgeerscheinung der Konservierung anzusehen (Fig. 1 links). Auch bei TOYAMA finden sich derartige Lückenräume abgebildet (Figg. 6 und 14), die ich ebenfalls für Kunstprodukte halte.

In der soeben beschriebenen großen Zelle, welche normaler Weise am vorderen blinden Ende der jungen Hodenfächer auftritt, müssen wir die »VERSON'sche Zelle« TOYAMA's erblicken. Da sich diese Zelle, wie schon weiter oben erwähnt wurde, auch im Ovarium in entsprechender Lage, d. h. an der Spitze der Eiröhren findet und nach CHOLODKOWSKY auch bei anderen Insektenlarven vorkommt, so könnte man sie als die **Apicalzelle** der Insektenkeimdrüsen bezeichnen, und werde ich diesen Ausdruck weiterhin für dieselbe anwenden. Ich glaube, dass das hier beschriebene Stadium der Apicalzelle ungefähr der frühesten Anlage derselben entspricht. Jedenfalls hat sie seit ihrer Entstehung noch keine nennenswerthe Differenzirung erfahren, denn sie ist oft nur schwer als selbständiges Gebilde von dem übrigen Hodeninhalte zu unterscheiden und besonders gleicht ihr Kern in jeder Hinsicht den Kernen der Spermatogonien. Nach TOYAMA wird die Apicalzelle sogar erst einige Tage nach dem Ausschlüpfen der Räupchen angelegt. Auch v. LA VALETTE ST. GEORGE hat auffallender Weise die Apicalzelle im Hoden der Embryonen nicht gefunden, sondern nur im Ovarium, wo sie keineswegs so klar hervortritt, wie im Hoden, und daher, wenigstens auf Schnitten, noch schwieriger aufzufinden ist. v. LA VALETTE ST. GEORGE schreibt darüber: »Eine durch ihre Größe besonders auffallende Zelle in den vier, bereits vor der Geburt des Embryos deutlich abgegrenzten Abtheilungen des Spermariums in diesem Stadium wahrzunehmen, habe ich mich oftmals vergeblich bemüht.« Dagegen fand v. LA VALETTE ST. GEORGE die Apicalzelle im Hoden von 4—7 mm langen Raupen.

Fragt man nun nach dem eigentlichen Ursprung der Apicalzelle, so muss man der von v. LA VALETTE ST. GEORGE ausgesprochenen Ansicht beistimmen, dass sie aus einer Keimzelle entsteht. Wieder-

holt wurde bereits ihre große Ähnlichkeit mit denselben hervorgehoben und thatsächlich ist sie auf den frühesten Stadien ihrer Anlage nur durch ihr etwas dichteres, dunkler gefärbtes Plasma von den Keimzellen zu unterscheiden (Fig. 1). TOYAMA hält, im Gegensatz zu dieser Auffassung, die Apicalzelle nicht für eine umgewandelte Geschlechtszelle, sondern lässt sie aus einer Zelle der bindegewebigen Hülle entstehen, welche durch Einstülpung in das Innere der Hodenfächer gelangen soll. Er schildert diesen Vorgang mit folgenden Worten: »Hand in hand with this change (gemeint ist die Bildung der Scheidewände der Hodenfächer) an other depression appears on each of these testicular tubes, and in a testis of a larva four days old, there is seen a large cell in each of these secondary depressions of the follicle. This large cell is the origin of VERNON's cell found in the blind end of the testicular follicle.« TOYAMA hat demnach die Apicalzelle erst bei Raupen beobachtet, auf Stadien, wie sie etwa Figg. 4 und 5 meiner Abbildungen darstellen, wo die Apicalzelle sich bereits weiter differenziert hat und sehr deutlich hervortritt. Vielleicht wurde TOYAMA gerade durch diesen letzten Umstand veranlasst, da er die früheren Stadien der Apicalzelle nicht kannte, dieselbe für ein dem Hodeninnern ursprünglich fremdartiges Gebilde anzusehen. Die Apicalzelle liegt jedoch von Anfang an im Innern der Hodenschläuche, und die Hüllmembran ist in allen Fällen ununterbrochen und scharf hinter ihr zu verfolgen. Entstände die Apicalzelle durch Einstülpung einer Zelle von außen, so müsste die Hüllmembran mit eingestülpt werden, und man müsste wenigstens auf einem Stadium zwischen der Apicalzelle und dem Hodeninhalt eine scharfe Grenze finden, was jedoch nie der Fall ist. TOYAMA nimmt allerdings an, dass in der ersten Zeit zwischen der eingestülpten Zelle und den Keimzellen eine Membran verläuft, indessen entspricht diese Annahme, wie eben erwähnt, nicht den thatsächlichen Verhältnissen¹.

Im Gegensatz zu TOYAMA, welcher die Entstehung der Apicalzelle erst in die Raupenperiode legte, hält VERNON, der seine Untersuchungen ebenfalls schon bei den Embryonen begann, dieselbe für

¹ Auf späteren Stadien bildet sich allerdings in der Hüllmembran hinter der Apicalzelle eine Einsenkung, doch tritt dieselbe erst dann auf, wenn die Apicalzelle ihre Thätigkeit als Nährzelle begonnen hat; sie hat daher mit der Entstehung derselben nichts zu thun. Vielmehr steht diese Einsenkung, wie wir sehen werden, mit der Ernährungsthätigkeit der Apicalzelle in Zusammenhang. Es ist nicht denkbar, dass TOYAMA mit der von ihm beschriebenen Einstülpung diese erst viel später auftretende gemeint haben kann.

die eigentliche und einzige Urkeimzelle eines Hodenfaches. Aus ihr sollen alle übrigen Keimzellen entstehen, die man im Laufe der Entwicklung in einem Hodenfach findet. VERNON spricht diese Ansicht aus in dem schon oft citirten Satze: »In jedem Fache befindet sich nun eine einzige große Keimzelle; und aus dieser nehmen nach und nach alle organisirten Bildungen ihren Ursprung, aus welchen der Inhalt des ganzen Faches besteht.« Nun findet man bereits im embryonalen Hoden in jedem Fache eine Anzahl Spermatogonien. Diese müssen, wenn VERNON's Ansicht richtig ist, alle aus der Apicalzelle hervorgegangen sein. In der That nimmt VERNON an, dass die Theilung des Kernes der Apicalzelle bereits im embryonalen Hoden beginnt. Aus dieser Annahme folgt der weitere Schluss, dass auf einem entsprechend frühen Stadium die Keimzelle VERNON's die einzige in einem Hodenfach vorhandene Zelle sein muss. Nun ist bei den zu vorliegenden Untersuchungen benutzten Embryonen die Bildung der Hodenschläuche noch nicht beendet, und es ist sicher, dass dieselbe auf einem vielleicht nicht viel früheren Stadium überhaupt noch nicht begonnen hat und dass der Hoden noch ungetheilt ist. Die Urkeimzellen müssen jedenfalls auch hier schon vorhanden sein. Wie viel derselben nimmt nun VERNON für dieses Stadium an, und wie kommt es, dass später für jeden Hodenschlauch gerade je eine Keimzelle vorhanden ist? Es bleibt uns hier die Wahl zwischen zwei Möglichkeiten. Wir können annehmen, dass ursprünglich nur eine einzige Urkeimzelle vorhanden ist, aus welcher die vier Keimzellen, deren wir je eine in jedem Hodenfache finden, hervorgehen. Die zweite Möglichkeit ist, dass wir gleich zu Anfang vier (oder mindestens zwei) Urkeimzellen annehmen. Beide Hypothesen dürften sich indessen mit unseren bisherigen Erfahrungen über die Entstehung der Geschlechtsorgane bei den Insekten wohl kaum vereinigen lassen.

Erscheint schon nach diesen Betrachtungen die Ansicht VERNON's als unhaltbar, so ist es andererseits nicht schwer, nachzuweisen, dass die Apicalzelle niemals Keimzellen producirt. Würden von der Apicalzelle neue Zellen gebildet, so könnte dies nur durch Theilung ihres Kernes, sei es durch direkte oder durch indirekte, geschehen. Aber auf keinem Stadium der Entwicklung ist es möglich, eine Theilung des Kernes der Apicalzelle nachzuweisen, eine Thatsache, welche bereits von TOYAMA konstatirt wurde. Nur am Ende seiner Vegetationsperiode zerfällt der Kern oft in mehrere Stücke; aber dann handelt es sich nicht um Theilung, sondern um Degenerationserscheinungen.

VERSION hat allerdings Theilungsstadien beschrieben. Aber was er für abgeschnürte Theilstücke des Kerns der Apicalzelle und für junge Spermatogonien hält, sind schwarz gefärbte, theilweise von hellen Höfen umgebene Körner, die sich auf späteren Stadien in großer Anzahl im Plasma der Apicalzelle finden (Figg. 4—17, 24, 25, 27—31). Sie sind aber nicht aus dem Kern derselben, sondern aus aufgelösten Keimzellen hervorgegangen und werden als Nährmaterial für die übrigen Keimzellen verwandt. Auch einzelne Spermatogonien findet man auf späteren Stadien manchmal im Plasma der Apicalzelle (Figg. 11, 13, 17), in welches sie von außen eingewandert sind. Diese Verhältnisse sollen an entsprechender Stelle noch im Einzelnen erörtert werden.

Wir haben gesehen, dass TOYAMA's Ansicht von der Entstehung der Apicalzelle eine irrhümliche ist, da die Apicalzelle bereits im embryonalen Hoden vorhanden ist und sich nicht auf eine eingestülpte Zelle zurückführen lässt. Es ist demnach nur ihre Entstehung aus einer Keimzelle anzunehmen. Entwicklungsgang und spätere Funktion lehren jedoch, dass sie ihren Charakter als Keimzelle nicht beibehält, und so ist auch VERSION's Ansicht nicht aufrecht zu erhalten. Wir müssen daher mit v. LA VALETTE ST. GEORGE die Apicalzelle auffassen als eine ursprüngliche Keimzelle, die jedoch schon früh ihren Charakter als solche verliert, um eine andere Funktion zu übernehmen.

Weitere Ausbildung und Funktion der Apicalzelle.

Nachdem wir den Ursprung der Apicalzelle festgestellt haben, fragt es sich, welche Bedeutung derselben zukommt, und welche Funktion sie zu erfüllen hat. TOYAMA und v. LA VALETTE ST. GEORGE haben bereits die richtige Ansicht ausgesprochen, dass die Apicalzelle eine Nährzelle sei. Sie hat die Aufgabe, die Keimzellen mit Nahrung zu versorgen, bis dieselben in die Reifungsstadien eintreten. Später degenerirt die Apicalzelle und verschwindet schließlich fast ganz.

Die Hoden der jungen, eben ausgeschlüpften Raupen lassen im Vergleich mit den Embryonalstadien eine deutliche Weiterentwicklung noch nicht erkennen. Dagegen treten bei 7—9 mm langen Raupen bereits deutliche Unterschiede hervor. Zunächst ist eine Größenzunahme der Hoden zu konstatiren. In Verbindung mit derselben haben noch weitere Veränderungen stattgefunden. Die Scheidewände der Hodenschläuche sind weiter gegen den Ausführungsgang vorge-

drungen, doch sind die einzelnen Fächer noch nicht vollständig zum Abschluss gelangt. Die Keimzellen haben sich bereits nicht unbeträchtlich vermehrt. Die Apicalzelle lässt eine geringe Größenzunahme erkennen und tritt jetzt schon deutlicher hervor als im embryonalen Hoden (Fig. 2 und 3). Ihre Gestalt ist noch dieselbe. Sie beginnt mit einer stark verbreiterten basalen Fläche an der Hüllmembran und ragt, sich nach innen allmählich zuspitzend, ziemlich weit in das Lumen des Hodenschlauches hinein. VERNON stellt die unmittelbare Berührung der Apicalzelle mit der Hüllmembran in Abrede, indem er schreibt: »Diese Zelle ist der konvexen Basis des Hodenfaches näher, ist aber in dessen Höhlung so suspendirt, dass eine unmittelbare Stützung durch die Fachwände ausgeschlossen werden muss.« In Wirklichkeit steht die Apicalzelle jedoch während ihrer ganzen Vegetationsperiode in unmittelbarer Verbindung mit der Hüllmembran, und diese Verbindung dürfte jedenfalls für ihre Ernährungsthätigkeit von großer Bedeutung sein.

Der Kern der Apicalzelle lässt auf diesem und den nächstfolgenden Stadien noch eine große Ähnlichkeit mit den Kernen der Spermatogonien erkennen, obwohl das Chromatin theilweise das Bestreben zeigt, sich in der Mitte des Kerns anzusammeln (Fig. 2 und 4).

Wenn die Raupen eine Größe von 10—12 mm erreicht haben, beginnt die Apicalzelle in ein neues Stadium einzutreten. Dies ist an verschiedenen Veränderungen zu erkennen, die in ihrer Umgebung vorgehen. Zwischen der Apicalzelle und den Spermatogonien bildet sich ein heller Raum, der von einem sehr lockeren, vielfach von Hohlräumen durchsetzten Plasma erfüllt ist (Figg. 3—6). In diesem hellen Raume findet man zahlreiche schwarze Körner und Klümpchen, um welche theilweise ein heller Hof zu beobachten ist. Auch im Plasma der Apicalzelle liegen derartige Körner, und in diesem Falle treten die hellen Höfe besonders deutlich hervor (Figg. 5, 6 *Nk*). Die Apicalzelle hat jetzt bedeutend an Größe zugenommen. Ihr Plasmakörper ist viel breiter geworden, und an seinem inneren Ende nicht mehr zugespitzt, sondern etwas erweitert (Figg. 5 und 6). Das dichte Plasma der Apicalzelle wird nach innen zu allmählich etwas lockerer und heller und geht schließlich in das ganz lockere Plasma über, welches, wie schon erwähnt, den hellen Raum zwischen der Apicalzelle und den Spermatogonien erfüllt. Das Auftreten dieses hellen Raumes ist dadurch zu erklären, dass eine Anzahl der in der Nähe der Apicalzelle liegenden Spermatogonien aufgelöst wird, wodurch gewissermaßen ein Hohlraum entsteht, in welchem dann die aus den

aufgelösten Spermatogonien hervorgegangenen Zerfallprodukte, die schon erwähnten schwarzen Körner und Klümpehen, liegen.

Die Auflösung der Spermatogonien verläuft in der Regel folgendermaßen. Die Kernmembran wird undeutlich und verschwindet, so dass die Chromatinbestandtheile nun in einem Hohlraum zu liegen scheinen. Zuerst kann man noch an ihrer charakteristischen Anordnung erkennen, dass sie ursprünglich zu einem Kern gehörten (Figg. 5, 6, 8 *Spg*₁). Bald jedoch verlieren sie ihren Zusammenhang und rücken aus einander (Fig. 4 *Spg*₁). Kerne, bei denen nur die Membran gelöst ist, während die Chromatinbestandtheile noch ihre ursprüngliche Anordnung zeigen, findet man nur selten (Figg. 5, 8 *Spg*₁), jedenfalls weil das Chromatin sehr bald nach der Auflösung der Kernmembran weitere Veränderungen erfährt. Häufiger beobachtet man Gruppen von Chromatinkörnern, welche zwar nicht mehr die für die Spermatogonien typische Anordnung zeigen, aber doch noch ihre ursprüngliche Zusammengehörigkeit erkennen lassen (Figg. 4—8). Manchmal gehen mit dem Chromatin auch schon Veränderungen vor, ehe die Kernmembran gelöst wird. Gewöhnlich bildet sich dann in der Mitte des Kerns eine dichte Anhäufung kleiner Chromatinkörner (Figg. 5, 6 *Spg*₁). Seltener kommt es vor, dass die Hauptmasse des Chromatins zu einem großen homogenen Klumpen verschmilzt (Fig. 4).

Eine derartige Auflösung von Spermatogonien findet nur in unmittelbarer Nähe der Apicalzelle statt. Die Zerfallprodukte werden zum größten Theil in das Plasma derselben aufgenommen und finden sich darin besonders auf älteren Stadien in großen Mengen (Figg. 4—17). Es ist daher wohl anzunehmen, dass die Apicalzelle bei der Auflösung der Spermatogonien betheiligt ist, bezw. dieselbe veranlasst. Die Zerfallprodukte werden dann jedenfalls von ihr als Nährmaterial für die übrigen Spermatogonien verarbeitet. Ich möchte daher die schwarzen Körner, die einen sehr wesentlichen Bestandtheil der Apicalzelle ausmachen und in dem eben erwähnten Sinne aufzufassen sind, als »Nahrungskörner« bezeichnen.

Die Auflösung von Keimzellen ist bisher in den Hoden wie in den Ovarien verschiedener Thiere beobachtet worden. WAGNER beschreibt das Zugrundegehen von Keimzellen in den männlichen und weiblichen Geschlechtsorganen der Hirudineen. Es ist außerdem bekannt, dass in den Ovarien der Hemipteren Zellen in großer Menge aufgelöst werden, um als Nährmaterial Verwendung zu finden. TÖNNIGES hat neuerdings in den Hoden und Ovarien von *Lithobius* ein ganz entsprechendes Verhalten beobachtet. Indessen haben wir bei

der Apicalzelle der Insekten den besonderen Fall, dass unter dem Einfluss einer specifischen Nährzelle Keimzellen aufgelöst und zu Nährmaterial verarbeitet werden.

Mit dem Beginne ihrer Thätigkeit hat die Apicalzelle noch nicht ihre endgültige Ausbildung erreicht. Bei 20 mm langen Raupen hat sie abermals ihre Gestalt etwas geändert. Ihr Plasma hat sich von der Hüllmembran etwas zurückgezogen, so dass die Berührungsfläche mit derselben schmaler geworden ist. An ihrem dem Innern des Hodens zugekehrten Ende ist die Apicalzelle stark erweitert und besitzt jetzt etwa die Gestalt einer breiten Garbe, deren vorderes Ende in das Lumen des Hodens hineinragt.

Aber auch diese Form behält die Apicalzelle nur für kurze Zeit. Sie zeigt jetzt offenbar das Bestreben, von der Wand des Hodens in das Innere desselben vorzudringen. In Folge dessen zieht sich die Hauptmasse ihres Plasmas immer mehr von der Hüllmembran zurück, ohne dass jedoch die unmittelbare Verbindung mit derselben unterbrochen wird. Gleichzeitig mit dem Vordringen der Apicalzelle in das Lumen des Hodens tritt an ihrer Berührungsstelle mit der Hüllmembran an der letzteren eine Einstülpung auf (Fig. 9). Wie bereits früher erwähnt wurde, ist dieselbe nicht zu verwechseln mit der Einstülpung, welche nach TOYAMA's Annahme bei der Entstehung der Apicalzelle eine Rolle spielt. Die Einstülpung erscheint zuerst als eine flache, gegen die Apicalzelle gerichtete Vorwölbung (Fig. 9), vertieft sich aber mehr und mehr und nimmt eine trichterförmige Gestalt an (Fig. 10). Am Grunde ist sie dann gewöhnlich etwas abgeflacht. Ihre größte Tiefe erreicht die Einstülpung bei etwa 40 mm langen Raupen (Fig. 11), wo sich die Apicalzelle in dem Stadium ihrer energischsten Thätigkeit befindet.

Diese zuletzt beschriebenen Vorgänge sind meiner Auffassung nach folgendermaßen zu erklären. Das Vordringen der Apicalzelle in das Innere der Hodenschläuche ist für ihre Ernährungsthätigkeit von großer Bedeutung. Es wird dadurch den Spermatogonien die Möglichkeit geboten, fast die ganze Peripherie der Apicalzelle auszunutzen, während, wenn die frühere breite Berührungsfläche mit der Hüllmembran erhalten bliebe, nur ein verhältnismäßig beschränkter Theil des Umfanges der Apicalzelle zur Abgabe von Nährmaterial an die Spermatogonien verwendet werden könnte. Die ergiebigste Ausnutzung der Apicalzelle durch die Spermatogonien würde jedenfalls dann stattfinden, wenn dieselbe sich ganz von der Hüllmembran löste. So lange die Apicalzelle sich in energischer Thätigkeit befindet,

geschieht dies jedoch nicht, und zwar aus dem Grunde, weil sie aus der bindegewebigen Hülle des Hodens eine Zufuhr von Nährmaterial erhält. Die Einstülpung der Hüllmembran hat daher wohl in erster Linie den Zweck, die Verbindung der Apicalzelle mit der äußeren Hülle aufrecht zu erhalten. Außerdem aber wird durch die Einstülpung die Apicalzelle auch ein nicht unbeträchtliches Stück in den Raum des Hodens vorgeschoben. Mit diesen Vorgängen hat die Apicalzelle die höchste Stufe ihrer Ausbildung erreicht.

Während des eben beschriebenen Entwicklungsganges erfahren auch die morphologischen Verhältnisse der Apicalzelle mancherlei Veränderungen. Das Plasma lässt die schon früher beschriebene feine Körnchenstruktur erkennen und behält dieselbe auch bis zu den letzten Stadien, wo die Apicalzelle der Degeneration anheimfällt. Vor dem Plasma der Spermatogonien ist das Plasma der Apicalzelle durch seine große Dichte ausgezeichnet. In der Umgebung des Kerns ist das Plasma gewöhnlich in größerer oder geringerer Ausdehnung ganz besonders dicht und fällt durch seine dunkle Färbung auf (Figg. 9, 10, 13, 15). Die peripheren Partien sind von etwas lockere-rem Gefüge und heller gefärbt (Fig. 9, 10, 11, 13, 15). Manchmal tritt der Gegensatz zwischen dem inneren dunklen und dem äußeren hellen Plasma so scharf hervor, dass man an der Apicalzelle deutlich zwei Zonen unterscheiden kann (Fig. 9). Mit ihren peripheren Partien erstreckt sich die Apicalzelle bis zwischen die Spermatogonien, welche sie in großer Menge dicht umschließen. Gewöhnlich werden die ihr am nächsten liegenden von ihrem Plasma ganz umflossen (Figg. 10, 11, 13). Nach den bisherigen Beschreibungen der Autoren gehen außerdem von der Peripherie der Apicalzelle strahlenförmige Plasmafortsätze aus, welche zwischen die Spermatogonien eindringen und sich verzweigen. Ich kann nach meinen Erfahrungen diese Beobachtungen nicht bestätigen. Allerdings sucht das Plasma der Apicalzelle sich weit auszudehnen und dringt, wie schon erwähnt, zwischen die Spermatogonien ein. Indem nun das Plasma an einer Stelle weiter vordringt als an einer anderen, wo sich ihm vielleicht Spermatogonien in den Weg stellen, wird die Begrenzung der Apicalzelle unregelmäßig, gezackt und zerklüftet (Figg. 9, 11, 15). Vielfach ist auch an der Apicalzelle eine Grenze stellenweise überhaupt nicht festzustellen, sondern ihr Plasma geht ganz allmählich in das Plasma der Spermatogonien über (Figg. 10, 13, 15). Andere Verhältnisse als die hier beschriebenen konnte ich nie beobachten und besonders sind mir ausgesprochene strangförmige, vom Plasmaleib der Apicalzelle

selbst ausgehende Fortsätze nie zu Gesicht gekommen. Dagegen möchte ich glauben, dass man öfters schweifartige Plasmaanhänge der Spermatogonien für von der Apicalzelle ausgehende Fortsätze gehalten hat. Diese Plasmaanhänge der Spermatogonien finden sich, sobald die Apicalzelle ihre Thätigkeit begonnen hat, fast immer ziemlich häufig in ihrer Nähe (Figg. 3—9, 11, 15), stehen jedoch mit ihr nicht in genetischem Zusammenhang. Sie sollen weiter unten noch besprochen werden.

Der Kern der Apicalzelle erfährt während ihres Entwicklungsganges bedeutende Veränderungen. Schon bei 15 mm langen Raupen lässt er kaum noch etwas von seiner früheren Ähnlichkeit mit den Kernen der Spermatogonien erkennen (Figg. 5 und 6). Auf allen späteren Stadien ist er auf den ersten Blick von denselben zu unterscheiden. Er übertrifft die Kerne der Spermatogonien beträchtlich an Größe, was man auf einen Wachsthumsvorgang zurückführen muss, da an den Spermatogonien ein merkliches Kleinerwerden nicht zu konstatiren ist. Auch die Chromatinvertheilung ist eine durchaus andere geworden. Große und kleine Chromatinkörner und fadenartige Stücke sind in ganz unregelmäßiger, von Fall zu Fall wechselnder Anordnung durch den Raum des Kerns vertheilt.

Einen wesentlichen Bestandtheil der Apicalzelle bilden schließlich noch die schon mehrfach erwähnten Nahrungskörner, die als Zerfallprodukte aufgelöster Spermatogonien aufzufassen sind, aus deren Chromatin sie hervorgehen. Sie dienen offenbar als Nährmaterial für die übrigen Keimzellen. Nach ihrem ersten Auftreten findet man die Nahrungskörner auf allen Stadien in beträchtlicher Menge im Plasma der Apicalzelle (Figg. 4—14), und selbst während der Puppenperiode und bei der Imago sind sie noch in großer Anzahl vorhanden (Figg. 15—17). Da ein Abnehmen der Menge der Nahrungskörner nicht zu beobachten ist, so ist wohl anzunehmen, dass der Vorrath derselben fortwährend ergänzt wird. Man findet auch, so lange die Apicalzelle ihre Thätigkeit ausübt, immer einzelne Spermatogonien, welche in Auflösung begriffen sind (Figg. 10, 11, 13 *Sp*_{g1}). Die Größe der Nahrungskörner ist eine sehr verschiedene. Viele haben etwa nur die Größe der in den Kernen der Spermatogonien vorhandenen Chromatinkörner, während einzelne besonders große dem Nucleolus derselben an Umfang beinahe gleich kommen. Die meisten schwanken hinsichtlich ihrer Größe zwischen diesen beiden Extremen. Sehr viele, sowohl kleine wie große, sind von schmalen oder breiteren hellen Höfen umgeben, welche wohl als Flüssigkeitsansammlungen

aufzufassen sind. Es würden demnach die Nahrungskörner in einer kleinen Flüssigkeitsvacuole suspendirt sein. Die Nahrungskörner finden sich sowohl in den inneren wie in den äußeren Plasmapartien der Apicalzelle. Gewöhnlich verbreiten sie sich jedoch bis über den Bereich der Apicalzelle hinaus und dringen bis zwischen die Spermatogonien vor (Figg. 9, 11, 13, 15). Die größte Menge der Nahrungskörner findet sich immer in dem dem Inneren des Hodenschlauches zugekehrten Theil der Apicalzelle.

Während des Entwicklungsganges der Apicalzelle steigert sich ihre Thätigkeit fortwährend und ist am energischsten, so lange sie auf dem Stadium ihrer höchsten Ausbildung steht (Fig. 11). Die Funktion der Apicalzelle besteht in der Abgabe des von ihr zur Verarbeitung aufgenommenen Materials an die Keimzellen. Obwohl die letzteren die Apicalzelle in großer Menge dicht umschließen und offenbar eine beträchtliche Menge von Nährstoffen verbrauchen, ist an der Apicalzelle, so lange sie ihre Funktion ausübt, doch nie eine Größenabnahme zu beobachten. Es muss daher die Produktion von Nährmaterial eine ziemlich energische sein, und das verbrauchte fortwährend durch neues ersetzt werden. In erster Linie wird das Material wohl von den aufgelösten Spermatogonien und den aus ihnen hervorgegangenen Nahrungskörnern geliefert. Indessen sprechen mehrere Gründe dafür, dass der Apicalzelle noch aus einer zweiten Quelle Material zugeführt wird, und zwar, wie bereits kurz angedeutet, aus der äußeren bindegewebigen Hülle des Hodens, bezw. durch deren Vermittlung aus der ihn umgebenden ernährenden Flüssigkeit. Schon die Einstülpung der Hüllmembran weist darauf hin, dass es für die Apicalzelle von Wichtigkeit ist, mit derselben in Verbindung zu bleiben. Am Grunde der Einstülpung ist die Hüllmembran gewöhnlich stark verdünnt, und zwar immer an der Stelle, wo sie mit dem Plasma der Apicalzelle in Berührung steht (Fig. 12). Die Verdünnung ist manchmal so stark, dass die Hüllmembran nur schwer zu verfolgen ist. Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass der Apicalzelle durch diese verdünnte Stelle in der Hüllmembran Material zugeführt wird. Durch eine weitere Erscheinung wird diese Vermuthung bestätigt. In einigen Fällen traten zu beiden Seiten der Hüllmembran, sowohl in der Apicalzelle wie in der bindegewebigen Hülle parallele Streifen im Plasma auf, welche senkrecht zu der eingestülpten und verdünnten Hüllmembran gerichtet waren und dieselbe durchsetzten. Diese streifige Struktur des Plasmas scheint darauf hinzudeuten, dass zwischen der Apicalzelle und der äußeren Hülle eine Leitung von Stoffen stattfindet,

und es ist nur die eine Annahme möglich, dass dieselben der Apicalzelle zugeführt werden.

Noch ein dritter Umstand spricht für diese Annahme. In dem Gewebe der inneren Schicht der bindegewebigen Hülle gehen Veränderungen vor, welche sich nur als Degenerationserscheinungen erklären lassen. (Figg. 9, 10). Nachdem die Apicalzelle ihre Thätigkeit begonnen hat, ist an der Hülle des Hodens deutlich eine äußere und eine innere Schicht zu beobachten (Fig. 9 u. 10 *Ha* u. *Hi*), während auf früheren Stadien die Hülle nur aus einer einzigen Schicht lockeren Bindegewebes bestand (Figg. 1—6). Bei 25—30 mm langen Raupen treten zum ersten Mal die erwähnten Degenerationserscheinungen auf, und zwar in dem unmittelbar hinter der Apicalzelle liegenden Theil der inneren Hüllenschicht. Man bemerkt hier runde und mehr oder weniger lang gestreckte intensiv dunkel gefärbte Gebilde (Figg. 9 u. 10), welche wohl als degenerirte Kerne anzusehen sind, da sie in Gestalt und Lage den Kernen der Hülle entsprechen, und normale Kerne an dieser Stelle nicht mehr vorhanden sind. Dass die Kerne der bindegewebigen Hülle nicht ebenfalls wie die Kerne der Keimzellen im Innern des Hodens aufgelöst werden, hat jedenfalls darin seinen Grund, dass der Hülle nur flüssiges Material entzogen wird, weil dasselbe erst die Hüllmembran passiren muss, um von der Apicalzelle aufgenommen zu werden. Das Material der aufgelösten Spermatogonien jedoch bedarf keines weiteren Transportes, sondern kann gleich an Ort und Stelle Verwendung finden. Die Veränderungen in der Hülle bleiben nicht auf die Kerne beschränkt, sondern dehnen sich auch auf das Plasma aus, was jedoch im Allgemeinen erst auf späteren Stadien deutlicher hervortritt. Ich kann für diese Vorgänge keine andere Erklärung finden, als dass der inneren Hüllenschicht durch die Apicalzelle eine beträchtliche Menge Material entzogen wird und in Folge dessen Degenerationserscheinungen auftreten. Ich habe diese Erscheinungen nicht nur bei *Bombyx mori*, sondern in ganz entsprechender Weise auch bei allen anderen von mir untersuchten Arten gefunden. Sie scheinen demnach eine allgemeine Verbreitung zu haben.

Während der Funktionsdauer der Apicalzelle sind an dem Kern derselben häufig Veränderungen zu beobachten, welche darauf hindeuten, dass derselbe sich an der Thätigkeit der Apicalzelle theiligt. Es kommt dies in verschiedener Weise zum Ausdruck. Manchmal zeigt der Kern Abweichungen von seiner gewöhnlichen Gestalt, welche dann gewöhnlich auf äußere Einflüsse zurückzuführen

sind. Wenn z. B. eine Spermatogonie in der Nähe des Kerns liegt, so kommt es vor, dass derselbe sich um sie herum biegt und eine napfförmige Gestalt annimmt. Fig. 14 stellt einen Fall dar, wo der Kern einer in Auflösung begriffenen Spermatogonie Fortsätze entgegenstreckt und sie zu umfassen sucht. Auch zu der eingestülpten Hüllmembran tritt der Kern in Beziehung, indem er derselben Fortsätze entgegen sendet. In einem Fall war der Kern auf der der Einstülpung zugekehrten Seite in einen langen spitzen Fortsatz ausgezogen, in einem anderen Fall zeigte er an derselben Stelle mehrere kleinere fingerförmige Fortsätze (Figg. 11 u. 12). Solche Gestaltveränderungen sind jedoch ziemlich selten. Häufiger kommt es vor, dass der Kern stellenweise keine scharfe Begrenzung zeigt und sein Inhalt direkt in das Plasma der Apicalzelle übergeht (Figg. 7, 8, 11, 12, 14). In Figg. 7 u. 8 sind die Apicalzellen aus zwei Hodenfächern einer ca. 18 mm langen Raupe dargestellt. In beiden Fällen ist nur die äußere Hälfte des Kerns scharf umschrieben. Das Chromatin ist zu einer dichten Anhäufung zusammengetreten. An die äußere Hälfte des Kerns schließt sich ein heller Hof, von sehr feinkörnigem Plasma gebildet, in dem man einzelne kleine Nahrungskörner bemerkt. Derselbe geht ohne scharfe Grenze in das dunkler gefärbte Plasma der Apicalzelle über. Hier ist wohl der helle Hof als die allerdings auffallend veränderte innere Hälfte des Kerns der Apicalzelle anzusprechen.

Diese Erscheinungen haben eine auffallende Ähnlichkeit mit Vorgängen, welche E. KORSCHULT in den Ovarien von *Dytiscus marginalis* L. beobachtet hat und welche als Begleiterscheinungen der Nahrungsaufnahme durch die Oocyten aufzufassen sind. Die Oocyten strecken dem von den Nährzellen gelieferten Material pseudopodienartige Fortsätze entgegen, sie verändern die Gestalt und ihre Begrenzung wird stellenweise undeutlich. Man sieht, dass eine ganz ähnliche Beziehung besteht zwischen den Oocyten und den Nährzellen des Ovariums einerseits und zwischen dem Kern der Apicalzelle und einzelnen Spermatogonien so wie der Hülle des Hodens andererseits. Da nun, wie bereits gezeigt wurde, eine Anzahl Spermatogonien und die äußere Hülle tatsächlich auch der Apicalzelle Material liefern, so sind die Veränderungen des Kerns derselben wie bei den Oocyten mit großer Wahrscheinlichkeit ebenfalls als Begleiterscheinungen einer Stoffaufnahme von Seiten der Apicalzelle anzusehen und der ganze Vorgang dient der Produktion von Nährmaterial für die Keimzellen.

Noch eine weitere Erscheinung steht offenbar mit der Ernährungsthätigkeit der Apicalzelle in Zusammenhang. An den Spermatogonien im Umkreis der Apicalzelle treten häufig schweifartig gestaltete Plasmaanhänge auf, welche gegen die Apicalzelle gerichtet sind (Figg. 3—9, 11, 15 Ps). Dieselben treten zum ersten Mal auf, sobald die Apicalzelle Nährmaterial zu produciren beginnt und sind fast immer zu beobachten, so lange dieselbe ihre Thätigkeit ausübt. Morphologisch sind die Fortsätze wohl als die schweifartig ausgezogenen Plasmakörper der Spermatogonien anzusehen. Ihr Plasma lässt gewöhnlich eine deutliche Längsstreifung erkennen. Bei TOYAMA findet man die Plasmaschweife abgebildet, aber nicht weiter erwähnt. VERNON hat sie in ihrer Gesamtheit als »Strahlenzone« beschrieben, und ihre Entstehung durch fortwährendes Nachrücken neu gebildeter Spermatogonien aus der Apicalzelle erklärt. Da jedoch eine Neubildung von Keimzellen von der Apicalzelle aus nicht stattfindet, so ist dieser Erklärungsversuch hinfällig. Außerdem habe ich nie beobachtet, dass die Plasmaschweife der Spermatogonien direkte Fortsätze der Apicalzelle bilden. Ich halte es für das wahrscheinlichste, dass sie die Leitung von Nährstoffen zu den Spermatogonien erleichtern sollen. Durch diese Annahme würde sich auch ihre eigenthümliche Längsstreifung erklären lassen.

Im Anschluss an diese Ausführungen sollen die Ansichten VERNON's über die Bedeutung der Apicalzelle etwas eingehender besprochen werden, da sie mit der hier vertretenen Auffassung in direktem Widerspruch stehen. VERNON schreibt bekanntlich der Apicalzelle die Produktion von Keimzellen zu und schildert die diesbezüglichen Vorgänge etwa folgendermaßen: Im Plasma der Apicalzelle liegen außer dem eigentlichen Kern noch kleinere, »wenn auch wohl charakterisirte« Kerne, die nach der Peripherie zu häufiger werden. Dieselben treten aus dem Plasma der Apicalzelle heraus, umgeben sich mit einem selbständigen Plasmahof und wandeln sich so zu Spermatogonien um. Die erwähnten kleinen »sekundären« Kerne sind alle aus dem »Riesenkern« der Apicalzelle hervorgegangen. »Während jedoch die sekundären Kerne sich durch indirekte Theilung vermehren, ist beim primordialen Riesenkern von einer Mitose nichts zu erkennen.« Derselbe theilt sich vielmehr nur amitotisch. »An einer seiner polaren Kuppen erscheint eine ringförmige Falte, die sich vertieft und endlich durch Abschnürung eine ungleiche Theilung herbeiführt. Die größere Hälfte reintegriert sich zum perennirenden Riesenkern, der sofort zu weiterer Theilung, wie vorher, sich

anschiekt; die kleinere Hälfte zerfällt an Ort und Stelle zu mehreren, meist vier, rundlichen Knötchen, welche als sekundäre Kerne in den peripheren Mutterzellenleib ausströmen.*

Die sekundären, nach der Peripherie rückenden Kerne sind ohne Zweifel mit den Nahrungskörnern zu identificiren, denn VERNON'S Beschreibung kann nur auf diese Anwendung finden. Jedenfalls wurde VERNON durch das ständige Auftreten der Nahrungskörner im Plasma der Apicalzelle zu der Annahme bewogen, dass sie hier entstanden seien, und ihre intensiv schwarze Färbung sowie die Beobachtung, dass sie häufig von hellen Höfen umgeben sind, veranlassten ihn wohl, sie für Kerne junger Keimzellen zu halten. Auch das Vorkommen von kleinen und großen Nahrungskörnern scheint auf den ersten Blick für VERNON'S Hypothese zu sprechen. Wenn jedoch die Nahrungskörner aus dem Kern der Apicalzelle hervorgingen und sich zu Spermatogonien entwickelten, so dürfte man nach VERNON'S Schilderung erwarten, im Innern der Apicalzelle die kleinsten, an der Peripherie dagegen die größeren, schon weiter entwickelten zu finden. Dies ist jedoch keineswegs der Fall, sondern große und kleine Nahrungskörner sind regellos durch einander gemengt dem Plasma der Apicalzelle eingelagert. An der Peripherie liegen sowohl größere wie auch die allerkleinsten, während man umgekehrt in der Nähe des Kerns oft ganz große findet (Figg. 9—15). Auch die hellen Höfe treten keineswegs an allen Nahrungskörnern auf, und gerade an der Peripherie der Apicalzelle findet man sehr häufig solche, die ohne weitere Begrenzung im Plasma liegen. Ferner besteht ein durchgreifender Unterschied zwischen Nahrungskörnern und Spermatogonien. Die letzteren enthalten außer dem Nucleolus immer noch eine Anzahl Chromatinkörner; bei den Nahrungskörnern ist nie etwas Ähnliches zu finden; der eventuell vorhandene Hof umschließt immer nur ein schwarzes Korn oder ein größeres Klümpchen.

Für VERNON'S Ansicht könnte noch der Umstand sprechen, dass thatsächlich Spermatogonien im Plasma der Apicalzelle vorkommen. Dieselben sind jedoch, wie schon früher hervorgehoben wurde, von außen in dasselbe gelangt und sind überdies gewöhnlich in Auflösung begriffen (Figg. 13—15).

Was nun die von VERNON beschriebenen Theilungsvorgänge des Kerns der Apicalzelle betrifft, so ist es mir nicht möglich, irgend eine während der Thätigkeit derselben auftretende Erscheinung damit in Verbindung zu bringen. Nie ließ sich an dem Kern eine »ringförmige Falte« oder gar eine ungleiche Theilung durch Ab-

sehnürung beobachten. Die oben beschriebenen Veränderungen des Kerns, das Ausstrecken von pseudopodienartigen Fortsätzen und das Verschwinden der Grenzen, können hier wohl kaum in Betracht kommen, denn sie sind mit Theilungsvorgängen nicht zu verwechseln, und gerade durch sie wird der eigentliche Charakter der Apicalzelle deutlich gekennzeichnet. Erst wenn die Apicalzelle am Ende ihrer Vegetationsperiode allmählich degenerirt, zerfällt ihr Kern häufig unter ähnlichen Erscheinungen, wie die von VERNON beschriebenen.

Rückbildung der Apicalzelle.

Es bleibt nun noch übrig, das Verhalten der Apicalzelle nach Beendigung ihrer Thätigkeit zu verfolgen. Bei 5—6 cm langen, also ziemlich erwachsenen Raupen, steht die Apicalzelle mit der Hüllmembran nicht mehr in Verbindung. Sie ist jetzt von allen Seiten von Spermatogonien umschlossen (Fig. 13). Ihr Plasma geht gewöhnlich kontinuierlich in das der Spermatogonien über, ist jedoch manchmal stellenweise auch scharf umgrenzt. In einem Falle war an der Apicalzelle eine scharf umschriebene spitze Vorwölbung gegen die Hüllmembran zu beobachten, wahrscheinlich ein Rest der früheren Verbindung mit derselben. Die Einstülpung der Hüllmembran ist bei den erwachsenen Raupen meist schon ganz geschwunden. Nur in vereinzelten Fällen sind Reste derselben auch auf späteren Stadien noch vorhanden. Da die Verbindung mit der bindegewebigen Hülle nun aufgehoben ist, so kann der Apicalzelle aus derselben kein Material mehr zugeführt werden. An der Stelle der früheren Einstülpung ist die Hüllmembran häufig unregelmäßig gefaltet. Die innere Schicht der Hülle macht den Eindruck vollständiger Degeneration, was nach früheren Ausführungen dadurch zu erklären ist, dass die Apicalzelle der Hülle jedenfalls eine beträchtliche Menge Material entzogen hat. Die degenerativen Erscheinungen bleiben indessen nicht auf den hinter der Apicalzelle gelegenen Theil der Hülle beschränkt, sondern dehnen sich weiter aus. Bei späteren Puppenstadien und bei den Imagines ist schließlich die innere Hüllenschicht im ganzen Umfange des Hodens degenerirt. Dasselbe ist bei *Pieris* und bei *Vanessa* der Fall. Es scheint demnach, dass die zelligen Elemente der Hülle in deren ganzer Ausdehnung durch Abgabe von Material zur Ernährung der Keimelemente beitragen.

In der ersten Zeit, nachdem die Raupen sich eingesponnen haben, sind noch unentwickelte Spermatogonien in großer Menge vorhanden, und sehr häufig findet man sie in Theilung begriffen. So fand ich

im Hoden einer acht Tage eingesponnenen Raupe in einem gewissen Abstand von der Apicalzelle alle Spermatogonien in mitotischer Theilung, so dass die Theilungsstadien wie ein breiter Wall die Apicalzelle rings umschlossen. Während der Puppenperiode nehmen die Spermatogonien allmählich an Zahl ab und treten in die Reifungsstadien ein. Ein geringer Rest der Spermatogonien gelangt nicht mehr zur Entwicklung, sondern geht mit der Apicalzelle zu Grunde.

An der Apicalzelle machen sich schon bald nach dem Einspinnen der Raupen Anzeichen der beginnenden Degeneration bemerkbar. Ihr Plasma nimmt eine eigenthümliche lichte graue Färbung an, wodurch es deutlich von dem Plasma der umliegenden Spermatogonien zu unterscheiden ist, welches, so lange die noch vorhandenen Spermatogonien sich weiter entwickeln, durchaus normale Verhältnisse zeigt. Jedenfalls ist das Plasma der Apicalzelle nicht mehr im Stande, mit derselben Energie wie früher Farbstoffe in sich aufzunehmen, und dadurch wird die helle graue Färbung bedingt. Im Übrigen behält das Plasma seine feinkörnige Struktur und zeigt sehr konstant eine innere dichte dunkel gefärbte und eine äußere lockere helle Zone (Fig. 15). Am äußersten Rande erscheint das Plasma nicht selten ganz farblos. An Stellen, wo die Peripherie der Apicalzelle deutlich begrenzt ist, ist dieselbe oft in eigenthümlicher Weise gefaltet und gezackt (Fig. 15). Auch längere, ebenfalls scharf umschriebene Fortsätze, welche vom Plasmaleib der Apicalzelle ausgehen, sind jetzt manchmal zu beobachten. Dieselben stehen jedoch in keiner Beziehung zu den Keimzellen und sind auch nicht zu verwechseln mit den oben beschriebenen Plasmaschweiften der Spermatogonien (Fig. 15). Eine unregelmäßige deutliche Begrenzung der Apicalzelle war wohl auch auf früheren Stadien theilweise vorhanden (Fig. 9), doch nie so scharf ausgeprägt wie jetzt (Fig. 15). Man darf diese Erscheinung wohl mit der beginnenden Degeneration der Apicalzelle in Zusammenhang bringen. Wahrscheinlich ist in den peripheren Theilen derselben in Folge der reichlichen Stoffabgabe an die Spermatogonien eine stellenweise Verdichtung des Plasmas eingetreten, welche die Grenzen deutlich hervortreten lässt. Auf diese Weise kann man sich auch die Entstehung der sonst nicht wahrnehmbaren Plasmafortsätze erklären.

Mit dem Kern der Apicalzelle gehen theilweise schon bald nach dem Einspinnen der Raupen Veränderungen vor, welche ebenfalls degenerativen Charakter tragen. Seine Gestalt wird unregelmäßig, es bilden sich Einschnürungen und kleine Fortsätze, die also nicht mit den früheren Veränderungen des Kerns (von funktioneller Be-

deutung) zu verwechseln sind (Fig. 15). Schließlich zerfällt der Kern in mehrere Stücke. Man kann indessen diesen Vorgang keineswegs als eine direkte Theilung auffassen, denn er verläuft durchaus nicht regelmäßig, indem successiv Theilstücke abgeschnürt werden, während immer ein Hauptkern erhalten bleibt, sondern der ganze Kern zerfällt einfach in eine Anzahl großer und kleiner Stücke. Indessen zerfällt der Kern nicht immer so früh; eben so häufig behält er seine Gestalt bis in das Imaginalstadium (Fig. 16). Dann aber tritt regelmäßig Zerfall ein.

Eine häufige Erscheinung ist ferner die Bildung von Vacuolen im Plasma der Apicalzelle. Die Vacuolen treten gewöhnlich in der Nähe des Kerns auf, mit dem sie vielleicht auch in ursächlichem Zusammenhang stehen (Fig. 15). Jedenfalls handelt es sich um Flüssigkeitsansammlungen. Im Inneren der Vacuolen bemerkt man meist eine blassgrau gefärbte, äußerst feinkörnige Masse, vielleicht eine koagulierte Flüssigkeit (Fig. 15).

Während der Puppenperiode schreitet die Degeneration der Apicalzelle ununterbrochen fort, jedoch mit bei den einzelnen Individuen wechselnder Schnelligkeit. Das Plasma wird allmählich dunkler, die äußere helle Zone schwindet mehr und mehr. Sie wird wahrscheinlich zum großen Theil von den noch vorhandenen Spermatogonien resorbirt. Gegen Ende der Puppenperiode machen sich an den Spermatogonien in der nächsten Umgebung der Apicalzelle zum ersten Mal Degenerationserscheinungen bemerkbar, und von nun an gelangen keine Keimzellen mehr zur Entwicklung.

Bei frisch ausgeschlüpften Männchen finden wir die Apicalzelle noch als eine Anhäufung dichten dunklen Plasmas, welche umgeben ist von den noch übrigen, bereits stark degenerirten Spermatogonien (Fig. 16). Das ganze Gebilde verschwindet jetzt fast in dem weiten Lumen des Hodenfaches, welches ganz mit reifen Spermatozoen und Spermatocysten angefüllt ist. Im Plasma der Apicalzelle bemerkt man noch zahlreiche unverbrauchte Nahrungskörner.

Bei Männchen, welche erst nach der Begattung getödtet wurden, ist die Degeneration am weitesten fortgeschritten (Fig. 17). Die noch übrigen Spermatogonien liegen theils einzeln, theils sind sie zu dichten Gruppen zusammengeschlossen. Ihr Chromatin ist sehr häufig in der Mitte des Kerns zu einem homogenen schwarzen Klumpen verschmolzen. Auch auf etwas früheren Stadien ist dies häufig schon der Fall (Fig. 16). Theilweise lassen die Kerne auch noch einige Ähnlichkeit mit ihrem früheren typischen Aussehen erkennen; alle

aber fallen sie durch ihre dunkle Färbung auf (Fig. 17). An der Grenze der Spermatogonienanhäufung, dem Innern des Hodenfaches genähert, bemerkt man meist einzelne Gruppen von Keimzellen. Es sind dies in Bildung begriffene Spermatocysten, die jedoch nicht mehr zur Entwicklung gelangen, sondern sich ebenfalls bereits in Degeneration befinden. Das Plasma, welches die Kerne der Spermatogonien umgibt, bildet keine zusammenhängende gleichförmige Masse mehr, sondern erscheint als ein weitmaschiges, oft zerrissenes und unterbrochenes Netzwerk (Fig. 17). Letzteres ist indessen nicht immer der Fall, denn manchmal behält das Plasma der Spermatogonien seine Konsistenz auch noch dann, wenn die Apicalzelle schon vollständig degeneriert ist.

Die Apicalzelle selbst erscheint kreisförmig bis oval, öfters mit unregelmäßig gebuchteten Rändern. Die Begrenzung ist deutlich, das Plasma gleichförmig dicht. Eine Zonenbildung ist nicht mehr vorhanden (Fig. 17). Der Kern hat unregelmäßige Gestalt angenommen (Fig. 17) oder ist bereits zerfallen.

Nahrungskörner sind auch jetzt noch vorhanden, und häufig von hellen Höfen umschlossen, die, wie auch auf früheren Stadien der Thätigkeit, als kleine Flüssigkeitsvacuolen aufzufassen sind. Dieselben treten jetzt nicht selten auch ganz ohne Einschlüsse auf; jedenfalls ist dann das von ihnen umschlossene Korn aufgelöst (Fig. 17).

Wenn Spermatogonien im Plasma der Apicalzelle liegen, so bilden sich um dieselben jetzt ebenfalls Flüssigkeitsvacuolen. Oft liegen in einer solchen Vacuole mehrere Spermatogonien zugleich (Fig. 17). In einem Falle fand ich an der Stelle der Apicalzelle nur eine einzige große Vacuole, welche von einem Ring außerordentlich dichten dunkeln Plasmas umgeben war. Von den Einschlüssen der Apicalzelle war nichts mehr zu sehen.

VERSON hat die Degenerationsvorgänge der Apicalzelle ebenfalls schon beobachtet und sieht in denselben abermals einen Beweis dafür, dass die Spermatogonien aus der Apicalzelle hervorgehen. Nach seinen Ausführungen finden sich im Hoden der ausgeschlüpften Männchen keine Kerne mehr, die noch nicht zu »Kolonien« (d. h. zu Spermatocysten) ausgewachsen sind, »dagegen machen sich mehrere solche innerhalb des Körpers der Riesenzelle selbst bemerkbar«. Dieselben können, wie Verson annimmt, die Apicalzelle nicht mehr verlassen, da dieselbe »altersschwach« geworden und am Ende ihrer Thätigkeit angelangt ist. Verson hat hier, wie aus seinen Abbildungen

hervorgeht (Figg. 9, 12, 13), Stücke des zerfallenen Kerns sowie von außen in das Plasma gelangte Spermatogonien für junge, daselbst gebildete Keimzellen gehalten.

2. Ovarien.

Allgemeine morphologische Verhältnisse der jungen Ovarialanlage.

Die allgemeinen morphologischen Verhältnisse der jungen Ovarialanlage wurden bereits im Vergleich mit der Hodenanlage kurz charakterisirt. Sie sollen hier nochmals im Zusammenhang erörtert werden.

Das Ovarium des kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden Embryos hat eiförmige bis nierenförmige Gestalt (Fig. 18). Die Seite, an welcher die Bildung der Genitalschläuche beginnt, also die vordere Seite, ist wie beim Hoden stark gewölbt. Die gegenüberliegende hintere Seite, an welcher der Ausführungsgang inserirt, weist manchmal eine flache Vertiefung auf, in deren Grund sich der Ausführungsgang ansetzt. Auch im Ovarium ist, wie im Hoden, schon im Embryo das Lumen nicht mehr einheitlich, sondern es hat bereits die Bildung der Genitalschläuche begonnen. Der Vorgang ist derselbe wie im Hoden. Auch in der Gestalt der Genitalschläuche ist bei den Embryonen zwischen dem männlichen und weiblichen Geschlecht kein Unterschied zu konstatiren. Die Scheidewände sind etwa bis zur Hälfte (Fig. 18), manchmal auch schon darüber hinaus, in das Lumen der Genitalanlage vorgedrungen.

In der Größe besteht zwischen Hoden und Ovarien ein Unterschied, der jedoch gewöhnlich erst dann deutlich hervortritt, wenn man die jungen Genitalanlagen beider Geschlechter neben einander, z. B. auf Abbildungen vergleichen kann (Figg. 1, 18). Ein embryonales Ovarium sofort beim Untersuchen nur nach der Größe von einem gleichalterigen Hoden zu unterscheiden, ist sehr schwierig, wenn nicht unmöglich.

Das einzig sichere Unterscheidungsmerkmal ist, wie schon früher hervorgehoben wurde, in der Lage der Ausführungsgänge gegeben. Bei beiden Geschlechtern inseriren dieselben an der hinteren, gewöhnlich etwas vertieften Seite der Genitalanlage. Bei den Hoden sind die hinteren Seiten einander zugekehrt, bei den Ovarien dagegen von einander abgewandt, so dass dem entsprechend die Ausführungsgänge einander zugekehrt, bezw. von einander abgewandt liegen.

Besonders bei Schnittserien ist es sehr leicht, sich nach diesem Merkmal zu orientieren.

Die große Ähnlichkeit in der Gestalt der ganzen Anlage sowie der Genitalschläuche, welche eine Unterscheidung von Hoden und Ovarien auf Embryonalstadien ohne Hinzuziehung des eben genannten Merkmals fast unmöglich macht, ist indessen nicht von langer Dauer. Bereits kurz nach dem Ausschlüpfen der jungen Raupen verliert das Ovarium seine nierenförmige Gestalt, während dieselbe für die Hodenanlage typisch bleibt und sich bis in das Puppenstadium erhält. Die vor dem Ausschlüpfen etwa halbkugelförmigen Genitalschläuche beginnen gleich, nachdem die Raupen ausgeschlüpft sind, sich in die Länge zu strecken. Bei 5—7 mm langen Raupen ist diese Veränderung bereits deutlich zu sehen. Noch klarer tritt sie bei 7—9 mm langen Raupen hervor (Fig. 19). Hier sind die Eischläuche, wie man die Genitalschläuche jetzt nennen kann, bereits stark in die Länge gestreckt und haben eine ausgesprochene Cylinder- oder Schlauchform angenommen. Gleichzeitig ist an der hinteren Seite des Ovariums die früher hier vorhandene Abflachung, durch welche die nierenförmige Gestalt bedingt wurde, verschwunden. An ihrer Stelle findet man jetzt eine kegelförmige Vorwölbung, von deren Spitze sich der Ausführungsgang erhebt (Fig. 19). Es gehen also mit dem Ovarium ganz bedeutende Formveränderungen vor, und nachdem dieselben ihr Ende erreicht haben, erscheint das Ovarium in einer Gestalt, welche jede Verwechslung mit einer gleichalterigen oder jüngeren Hodenanlage vollkommen ausschließt (Figg. 1 u. 19). Die Eischläuche, welche jetzt die typische Schlauchform der späteren Eiröhren angenommen haben, münden vor dem Ausführungsgang in einen gemeinsamen Raum, da ihre Scheidewände seit dem Ausschlüpfen der Raupen kaum weiter gegen den Ausführungsgang vorgedrungen sind. Auch später kommt es beim Ovarium nie zu einem so vollkommenen Abschluss der Eischläuche bzw. der Eiröhren gegen einander, wie dies bei den Hodenfächern der Fall ist. Die weiteren Formveränderungen, welche das Ovarium im Laufe der Entwicklung noch erfährt, bestehen lediglich im Heranwachsen der Eischläuche zu den Eiröhren.

Wie der Hoden, so ist das Ovarium umgeben von einer aus lockerem Bindegewebe bestehenden Hülle. Dieselbe gleicht vollkommen der entsprechenden Hülle bei den männlichen Geschlechtsorganen. Eben so gilt für die Keimzellen im Wesentlichen dasselbe, was über sie schon bei der Beschreibung der Hoden gesagt wurde. In den Eischläuchen liegen, in einer feinkörnigen Plasmamasse

eingebettet, große, helle, meist kugelige Kerne, die Oogonien (Fig. 18 *Oog*). Sie umschließen gewöhnlich einen Nucleolus, zuweilen auch deren zwei, und außerdem eine Menge kleiner Chromatinkörner, welche zum großen Theil, wie bei den Spermatogonien, dicht an der Oberfläche des Kerns liegen und auf dem kreisförmigen Querschnitt unmittelbar unter der Peripherie einen Ring bilden (Figg. 18, 19). Die Kerne der Oogonien sind von schmalen hellen Zellgrenzen umschlossen, welche gewöhnlich deutlich hervortreten (Figg. 18, 19).

Zwischen den Oogonien findet man vereinzelt bedeutend kleinere kernartige Gebilde: ein kleines, intensiv schwarz gefärbtes Klümpchen ist umschlossen von einem hellen Hof. Diese Gebilde entsprechen in ihrer Erscheinung durchaus den im Hoden von *Bombyx mori* vorkommenden Hodenkörperchen. V. LA VALETTE ST. GEORGE hat diese Hodenkörperchen nur im Hoden, nicht aber im Ovarium gefunden, und darauf einen Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Genitalanlagen gegründet. Indessen scheinen die im Ovarium vorkommenden Bildungen denen des Hodens vollkommen homolog zu sein, und es ist demnach in dieser Hinsicht zwischen Hoden und Ovarien kein Unterschied vorhanden.

Es wurde schon erwähnt, dass zwischen den Eischläuchen und dem Ausführungsgang sich ein einheitlich bleibender Raum, der sog. Eierkelch, befindet, in den die Eischläuche einmünden. Bei embryonalen Ovarien bemerkt man in ihm Kerne in geringer Anzahl (Fig. 18 *klK*), die sich von den in den Eischläuchen liegenden Oogonien nur dadurch unterscheiden, dass sie bedeutend kleiner sind als dieselben. Sie zeigen meist dieselbe Chromatinvertheilung wie die Kerne der Oogonien. Bei jungen Raupen hat sich ihre Zahl schon bedeutend vermehrt (Fig. 19). Vielfach zeigen sie jetzt eine länglich ovale Gestalt, wobei ihre Längsachse senkrecht zu der Hüllmembran orientirt ist. Theilweise sind sie der letzteren mit ihrem einen Ende angelagert und ordnen sich nach Art von Epithelzellkernen dicht neben einander. Auch treten zwischen ihnen bereits Zellgrenzen auf (Fig. 19). Aus diesen Kernen wird die obere Partie des Ausführungsganges der einzelnen Eiröhren oder der Eiröhrenstiel gebildet.

Entstehung und weiteres Verhalten der Apicalzelle.

Am vorderen blinden Ende der Eischläuche beobachtet man schon beim Embryo eine meist wenig umfangreiche Anhäufung dichten dunkeln Plasmas, welche einen Kern umschließt, der in seiner Chromatinvertheilung eine große Ähnlichkeit mit den Kernen der

Oogonien erkennen lässt (Fig. 18 *Apz*). Dieses Gebilde stellt die Apicalzelle in ihrer ersten Anlage dar, welche schon von TOYAMA und V. LA VALETTE ST. GEORGE im Ovarium der Seidenraupe aufgefunden wurde. Sie tritt zu derselben Zeit und an derselben Stelle auf wie im Hoden, ist jedoch im Ovarium keineswegs immer mit so großer Deutlichkeit wahrzunehmen, wie es im Hoden gewöhnlich der Fall ist. Denn erstens ist die Apicalzelle im jungen Ovarium kleiner als im gleichalterigen Hoden, und zweitens ist sie häufig so wenig gegen ihre Umgebung abgegrenzt, dass sie nur schwer als selbständiges Gebilde zu erkennen ist. Die Gestalt der Apicalzelle ist wie im Hoden auf dem frühesten Stadium der Entwicklung gewöhnlich eine flach kegelförmige (Fig. 18). Die stark verbreiterte Basis ist der Hüllmembran dicht angelagert, die Spitze ist dem Innern des Eischlauches zugekehrt. Indessen zeigt die Anlage der Apicalzelle nicht immer diese typische Form. Zuweilen ist ihr ganzes Plasma längs der Hüllmembran ausgebreitet und hebt sich nur wenig von derselben ab (Fig. 18 u. 19). Auf Schnitten erscheint in diesem Falle die Apicalzelle als ein schmaler, der Hüllmembran dicht angeschmierter Plasmastreifen, der meist eine leichte sichelförmige Biegung erkennen lässt, da er der Wölbung der Hüllmembran folgt. Auf frühen Stadien ist dies Verhalten nicht gerade häufig, später dagegen erscheint die Apicalzelle immer in dieser Gestalt (Figg. 20, 21). Sie ist dann aber durch ihre Größe und ihre eigenthümliche Plasmafärbung leicht wahrzunehmen, während auf jungen Stadien ihr Auffinden durch die Annahme der eben beschriebenen Gestalt erschwert wird.

Die seitlichen Ränder der Apicalzelle sind entweder deutlich begrenzt und der Unterschied zwischen ihrem Plasma und dem der Oogonien tritt klar hervor, oder es findet, ohne dass eine Grenze erkennbar ist, ein allmählicher Übergang statt. Gewöhnlich zeigt die Apicalzelle auf frühen Stadien das letztere Verhalten und Fälle, in denen eine deutliche Begrenzung zu beobachten ist, sind verhältnismäßig selten. Durch diesen Umstand wird die Identificirung der Apicalzelle oft nicht unwesentlich erschwert, da dieselbe, an und für sich von geringem Umfang, sich auch durch ihre Plasmastruktur kaum von ihrer Umgebung unterscheidet. In der That war es mir bei den Embryonen und frisch ausgeschlüpften Raupen nicht in allen Fällen möglich, in jedem Eischlauche eine Zelle mit Sicherheit als die Apicalzelle anzusprechen. Bei 7—9 mm langen Raupen dagegen und besonders bei noch älteren Raupen ist bei einigermaßen günstiger Schnittführung die Apicalzelle mit Leichtigkeit in jedem Eischlauche

nachzuweisen, da mit zunehmendem Alter der Unterschied zwischen ihrem Plasma und dem der Oogonien immer deutlicher hervortritt.

Der Kern der jungen Apicalzelle zeigt, wie schon erwähnt, in der Chromatinvertheilung große Übereinstimmung mit den Oogonien. In Gestalt und Größe dagegen verhält sich der Kern auf jungen Stadien ziemlich abweichend. Die Oogonien erscheinen gewöhnlich auf dem Schnitt kreisrund; der Kern der Apicalzelle dagegen ist nicht selten oval und kann sogar stark in die Länge gestreckt sein (Figg. 18 u. 19). Der auffallendste Unterschied besteht jedoch in der Größe: der Kern der Apicalzelle ist bei Embryonen und jungen Raupen fast in allen Fällen kleiner, oft sogar bedeutend kleiner als die Oogonien (Figg. 18 u. 19). Während die Raupen heranwachsen, gleicht sich dieser Unterschied allmählich aus, und bei etwa halberwachsenen Raupen besitzt der Kern der Apicalzelle im Allgemeinen gleiche Größe mit den Oogonien (Figg. 20 u. 21); bei verpuppungsreifen Raupen und Puppenstadien kommt es sogar nicht selten vor, dass er die Oogonien an Umfang übertrifft (Figg. 22 u. 23).

Die Entstehung der Apicalzelle muss man im Ovarium wohl auf denselben Vorgang zurückführen, der für ihre Bildung im Hoden angenommen wurde, nämlich auf die Differenzirung aus einer ursprünglichen Keimzelle. Die Gründe für diese Annahme sind dieselben, welche schon bei Besprechung der Hoden angeführt wurden: die Lage der Apicalzelle innerhalb der Hüllmembran, die Ähnlichkeit ihres Plasmas mit dem die Eischläuche erfüllenden Plasma, und schließlich auch die trotz der Abweichungen in Gestalt und Größe auffallende Ähnlichkeit ihres Kerns mit den Kernen der Oogonien. Diese letzteren Verschiedenheiten scheinen mir mit der hier angenommenen Entstehungsweise nicht in Widerspruch zu stehen, lassen sich vielmehr aus derselben erklären. Bei den jüngsten zu den vorliegenden Untersuchungen benutzten Stadien ist im Ovarium wie im Hoden die Apicalzelle bereits vorhanden. Die Differenzirung aus einer Keimzelle muss daher auf einem noch etwas früheren Stadium vor sich gehen. Es ist möglich, dass zu dieser Zeit die Keimzellen noch nicht so groß sind wie auf den späteren Embryonalstadien. Indem nun eine der Keimzellen zur Apicalzelle wird, scheidet sie aus dem Verbande ihrer Schwesterzellen aus; sie übernimmt eine von ihrer ursprünglichen Bestimmung durchaus verschiedene Funktion, mit welcher sich auch ihr weiterer Entwicklungsgang vollkommen ändert. Während der letzten Embryonal- und ersten Larvenstadien ist aber im Ovarium eine Fortentwicklung der Apicalzelle nicht zu beobachten, wohl aber bei den Oogonien, welche

sich fortwährend vermehren. In Folge dessen wird auch der Kern der Apicalzelle in der ersten Zeit nicht an Größe zunehmen, während die Kerne der Oogonien, welche niemals in ihrem Entwicklungsgang gehemmt wurden, weiter heranwachsen. Auf diese Weise lassen sich vielleicht die beschriebenen Abweichungen des Kerns der Apicalzelle von denen der Keimzellen im Ovarium erklären.

Hiergegen könnte man einwenden, dass im Hoden ein so deutlicher Unterschied zwischen dem Kern der Apicalzelle und den Kernen der Keimzellen nicht vorhanden ist. Allein im Hoden spielt die Apicalzelle eine ganz andere Rolle als im Ovarium. Sie übt dort eine sehr energische Thätigkeit aus, welche schon auf frühen Stadien beginnt, während sie im Ovarium wahrscheinlich ziemlich funktionslos geworden ist. Es ist daher erklärlich, wenn man im Hoden die Apicalzelle gleich von Anfang an kräftiger entwickelt findet als im Ovarium.

Bei frisch ausgeschlüpften Raupen erscheint die Apicalzelle noch genau so wie bei den Embryonen. Dasselbe ist bei 7—9 mm langen Raupen der Fall, bei denen das Ovarium schon bedeutende Formveränderungen erfahren hat (Fig. 19). Während nun die Eischläuche allmählich zu den Eiröhren heranwachsen, während die Keimzellen sich außerordentlich stark vermehren und sich weiter differenzieren, ist an der Apicalzelle eine Fortentwicklung, welche sich etwa mit der im Hoden stattfindenden vergleichen ließe, nicht zu beobachten. Die Veränderungen, welche die Apicalzelle erfährt, beschränken sich im Wesentlichen auf eine Größenzunahme, welche mit dem Wachsthum der Eiröhren gleichen Schritt hält (Figg. 20—23). Dagegen tritt die Apicalzelle nicht zu den Keimzellen in so enge Beziehung wie im Hoden, sondern sie verharret auf allen Stadien am vorderen blindgeschlossenen Ende der Eiröhren, der Hüllmembran dicht angelagert und nur verhältnismäßig wenig von derselben vortretend, ganz in derselben Weise, wie es schon bei den Embryonen der Fall war. In Folge dessen ist auch im Ovarium eine Einstülpung der Hüllmembran nie zu beobachten.

Die geringe Differenzirungshöhe, welche die Apicalzelle im Ovarium erreicht, lässt kaum annehmen, dass dieselbe hier eine ähnliche Thätigkeit ausübt wie im Hoden, oder die Thätigkeit ist so gering, dass sie sich der Beobachtung entzieht. Es ist daher sehr wahrscheinlich, dass man die Apicalzelle im Ovarium lediglich als ein der Apicalzelle im Hoden entsprechendes, aber im Wesentlichen funktionsloses Gebilde aufzufassen hat.

Das Plasma der Apicalzelle zeigt immer eine außerordentlich feinkörnige Struktur und ist daher stets etwas dunkler gefärbt als das Plasma der Keimzellen, welches von mehr lockerem Gefüge und grobkörniger ist. Dieser Unterschied in der Plasmastruktur ist zwar auch schon auf den jüngsten Stadien vorhanden, tritt jedoch erst im Laufe der Entwicklung deutlicher hervor und bietet bei älteren Raupen ein wesentliches Merkmal zur Erkennung der Apicalzelle. Der Unterschied zwischen dem Plasma der Apicalzelle und dem der Oogonien wird dadurch noch deutlicher, dass bis zu den erwachsenen Raupen die Apicalzelle gewöhnlich ziemlich scharf umgrenzt ist (Figg. 20 u. 21). Später tritt in diesem Verhalten eine Änderung ein.

Bei den Embryonal- und frühen Larvenstadien verhielt sich der Kern der Apicalzelle in seiner Chromatinanordnung mit den Kernen der Oogonien übereinstimmend, war jedoch in Größe und Form oft von ihnen verschieden. Während die Raupen heranwachsen, gleichen sich diese Unterschiede allmählich aus, indem der Kern der Apicalzelle wächst. Dagegen treten jetzt Veränderungen in der Chromatinvertheilung auf, welche denselben auf den ersten Blick von den Keimzellkernen unterscheiden lassen. So fand ich bei 20 mm langen Raupen alles Chromatin in der Mitte des Kerns zu einem fast homogen erscheinenden dichten Knäuel zusammengeballt, das indessen seine Zusammensetzung aus einzelnen Chromatinkörnern noch erkennen ließ (Fig. 20). Ausnahmsweise findet sich dieses Verhalten auch schon bei jüngeren Raupen. Auf späteren Stadien bemerkt man in dem Kern eine größere Anzahl von Chromatinkörnern und kurzen, geraden oder gebogenen fadenartigen Stücken. Die Körner und Chromatinfäden liegen einzeln im Kern oder treten zu kleinen Gruppen zusammen (Figg. 21 u. 22).

Bei verpuppungsreifen Raupen beginnt, wie im Hoden, die Apicalzelle allmählich zu degeneriren. An ihrem Plasma ist vorläufig noch keine Veränderung zu erkennen. Auch während der folgenden Stadien behält dasselbe seine feinkörnige Struktur und wird nur in den peripheren Partien der Apicalzelle allmählich etwas heller, während es in der Umgebung des Kerns dunkel bleibt (Fig. 23). Außerdem verschwindet jetzt die deutliche Begrenzung der Apicalzelle, und es tritt zwischen ihrem und dem Plasma der Keimzellen ein allmählicher Übergang ein (Figg. 22 u. 23). In Folge dessen findet man jetzt zuweilen einzelne Oogonien in dem dunklen Plasma der Apicalzelle, sogar, in unmittelbarer Nähe des Kerns, was früher niemals der Fall war.

Der Kern der Apicalzelle hat bei erwachsenen Raupen häufig schon Veränderungen erfahren, welche deutlich ihren degenerativen Charakter erkennen lassen. Nicht selten übertrifft er jetzt die Kerne der Keimzellen etwas an Umfang. Sein Chromatin erscheint als eine aus kleinen Tröpfchen und Körnern zusammengesetzte dichte Anhäufung, welche meist die Mitte des Kerns einnimmt, während der periphere Theil von Chromatin frei bleibt. Dieses Verhalten findet man am häufigsten auf Puppenstadien (Fig. 23).

Von der Menge der Oogonien ist jetzt nur noch eine geringe Anzahl übrig. Die meisten haben sich bereits weiter differenziert. Von den noch vorhandenen geht, wie im Hoden, ein Theil mit der Apicalzelle zu Grunde, und zwar wiederum die in der Nähe derselben liegenden. Viele dieser Oogonien werden unter ganz ähnlichen Erscheinungen aufgelöst, wie die Spermatogonien, welche von der Apicalzelle im Hoden als Nährmaterial verwandt werden. Die Kernmembran wird undeutlich und verschwindet; die Chromatinbestandtheile liegen nun scheinbar ohne Zusammenhang in einem hellen, vacuolenartigen Raum (Fig. 23 *Oog*₁). Bald rücken sie ganz aus einander, und dann findet man sie als größere und kleinere schwarze Körner, theils von hellen Rändern umsäumt, regellos im Plasma zerstreut (Figg. 22 u. 23). Auch im Plasma der Apicalzelle sind solche Körner zu bemerken (Fig. 23). Bei anderen Oogonien verschmilzt das Chromatin der Kerne zu einem großen oder zu mehreren kleinen Klumpen (Figg. 22 u. 23). Nachdem die Kernmembran gelöst ist, zerfallen diese ebenfalls in kleinere Stücke.

Während im Hoden alle mit der Apicalzelle zu Grunde gehenden Keimzellen typische Degenerationserscheinungen zeigen (Figg. 16, 17), ist dies im Ovarium nur bei einem Theil derselben, den eben zuletzt erwähnten, der Fall. Die übrigen zerfallen ähnlich wie die als Nährmaterial dienenden Spermatogonien. Auch ihre Zerfallprodukte gleichen ganz den Nahrungskörnern im Hoden. Es ist jedoch nicht wahrscheinlich, dass die Apicalzelle jetzt für eine nur geringe Anzahl Keimzellen noch in Funktion tritt, nachdem sie sich während der ganzen Larvenperiode unthätig verhalten hat, zu einer Zeit, wo unentwickelte Keimzellen in großer Menge vorhanden waren. Auch ist die Degeneration der Apicalzelle selbst unverkennbar. Man wird daher die an den Oogonien beobachteten Vorgänge als Begleiterscheinungen der Rückbildung der Apicalzelle auffassen müssen.

Bei Puppen, welche nur wenige Tage vor dem Ausschlüpfen

standen, habe ich die Apicalzelle zum letzten Mal beobachtet (Fig. 23). Seit dem Verpuppen der Raupen haben nur wenig Veränderungen stattgefunden. Das Plasma ist sehr hell geworden, da es Farbstoffe nicht mehr gut aufnimmt. Nur die Umgebung des Kerns erscheint ziemlich dunkel. Die übrigen Verhältnisse sind bereits im Vorigen mit beschrieben. Ob die Apicalzelle auch noch bei den Imagines vorhanden ist, kann ich nicht mit Sicherheit sagen, da mir von diesen Stadien kein ausreichendes Material mehr zur Verfügung stand.

B. *Phalera bucephala* (L.).

1. Hoden.

Die jüngsten Raupen dieser Lepidopterenart, welche ich untersuchte, hatten bereits eine Länge von 15 mm erreicht. Die Hodenfächer sind auf diesem Stadium bereits dicht von Spermatocysten erfüllt. Gegenüber dem Ausführungsgang, am verbreiterten blinden Ende der Hodenfächer, liegen die noch undifferenzierten Spermatogonien. Dieselben erscheinen etwas anders als bei *Bombyx mori*, indem in ihren Kernen kein Nucleolus zu beobachten ist, sondern nur eine große Anzahl Chromatinkörner, die sich in ziemlich regelmäßiger Anordnung durch den Raum des Kerns vertheilen (Figg. 24 u. 25). Am vorderen Ende eines jeden Hodenfaches bemerkt man ferner die Apicalzelle, an derselben Stelle, welche sie bei *Bombyx mori* einnimmt. Sie besitzt bei jungen Raupen etwa die Gestalt einer Halbkugel (Fig. 24). Die gewölbte Seite ragt in das Innere des Hodens vor, die basale Fläche steht in direkter Berührung mit der Hüllmembran.

Der Kern der Apicalzelle übertrifft die Kerne der Spermatogonien ziemlich bedeutend an Größe. Seine Gestalt ist gewöhnlich oval (Fig. 24). Abweichungen von dieser typischen Form kommen hauptsächlich bei älteren Raupen vor, wo sie durch besondere, noch zu besprechende Verhältnisse veranlasst werden. Bei 15 mm langen Raupen fand ich nur in einem Fall ein abweichendes Verhalten des Kerns; hier war derselbe lang gestreckt und stäbchenförmig und hatte sich mit der einen stark verlängerten Seite dicht an die Hüllmembran angelagert. Die Chromatinvertheilung des Kerns ist ungefähr dieselbe wie bei *Bombyx mori* während der Funktionsperiode der Apicalzelle. Große, zum Theil sehr umfangreiche, und kleinere Chromatinkörner sind in unregelmäßiger wechselnder Anordnung durch den Kern vertheilt (Fig. 24).

Das Plasma der Apicalzelle ist von dem Plasma, in dem die Spermatogonien eingebettet sind, auffallend verschieden. Während das letztere bei der von mir angewandten Färbung der Schnitte die auch bei *Bombyx mori* beobachtete normale dunkel graublaue Farbe zeigt, erscheint das Plasma der Apicalzelle außerordentlich hell, wodurch es ungewöhnlich scharf gegen das übrige Plasma absticht (Fig. 24, 25). Außerdem ist das Plasma der Apicalzelle bedeutend dichter und feinkörniger als dasjenige der Keimzellen, wie es auch bei *Bombyx mori* der Fall war. Trotzdem ist zwischen diesen so verschiedenen Plasmaarten keine scharfe Grenze vorhanden, sondern es findet ein allmählicher Übergang statt. Bei jungen Raupen ist derselbe ziemlich unvermittelt (Fig. 24). Bei älteren Raupen jedoch, wo sich die Apicalzelle in energischer Tätigkeit befindet, ist eine mehr oder weniger breite Grenzzone vorhanden, innerhalb deren die allmähliche Umwandlung des Plasmas zu beobachten ist. Das Plasma der Apicalzelle wird allmählich lockerer und dunkler und nähert sich so immer mehr der Beschaffenheit des Plasmas, in dem die Spermatogonien liegen (Fig. 25). Dieser allmähliche Übergang ist ein Beweis dafür, dass zwischen beiden Plasmaarten kein principieller Unterschied besteht, mögen sie auch in ihrer äußeren Erscheinung noch so sehr von einander verschieden sein. Man darf daher auch bei *Phalera bucephala* die Entstehung der Apicalzelle aus einer von Anfang an im Innern des Hodens liegenden Zelle, einer ursprünglichen Spermatogonie, annehmen.

In der oben erwähnten Grenzzone liegen zahlreiche Nahrungskörner (Fig. 25), welche jedoch nie in solcher Menge auftreten wie bei *Bombyx mori*. Auch bei jungen Raupen sind sie schon vorhanden, doch nur in geringer Anzahl (Fig. 24). Sie sind auch bei *Phalera* vielfach von hellen Höfen umsäumt. Da man zuweilen einzelne in Auflösung begriffene Spermatogonien in der Nähe der Apicalzelle beobachten kann (Fig. 25 *Spg*₁), so ist es sehr wahrscheinlich, dass die Nahrungskörner auf dieselbe Art entstehen wie bei *Bombyx mori*.

Während der Larvenperiode erfährt die Apicalzelle eine beträchtliche Größenzunahme. Sie hat bei älteren Raupen eine gestreckte Gestalt angenommen, wodurch sie ziemlich weit in den Raum des Hodenfaches hineinragt (Fig. 25). Eine Einstülpung der Hüllmembran, wie bei *Bombyx mori*, kommt bei *Phalera bucephala* nicht vor. Auch sind keine so deutlichen Anzeichen dafür vorhanden, dass der Apicalzelle aus der Hülle des Hodens Material zugeführt wird. Trotzdem steht die Apicalzelle wohl in allen Fällen mit der Hüllmembran

in unmittelbarer Verbindung. Meist ist eine breite Berührungsfläche vorhanden (Fig. 25), doch wurde in einigen Fällen die Verbindung mit der Hüllmembran durch einen ziemlich langen und schmalen Plasmastrang gebildet. Einige Male, sowohl bei 25 mm langen wie bei erwachsenen Raupen, war eine Verbindung mit der Hüllmembran überhaupt nicht zu beobachten, sondern die Apicalzelle rings von Spermatogonien umschlossen. Es ist jedoch möglich, dass in diesen Fällen ebenfalls ein schmaler Verbindungsstrang vorhanden war, den man nur in Folge ungünstiger Schnitfführung nicht sehen konnte.

Bei verpuppungsreifen Raupen befindet sich die Apicalzelle noch in voller Thätigkeit. Sie zeigt hierin bei *Phalera bucephala* ein anderes Verhalten als bei *Bombyx mori*, wo auf diesem Altersstadium schon die Rückbildung beginnt. Es steht dies jedenfalls in Verbindung mit der verschiedenen Differenzirungshöhe, welche die Hoden bei diesen beiden Arten am Schluss der Larvenperiode erreicht haben. Bei *Phalera bucephala* ist der Hoden der erwachsenen Raupen noch eben so wie bei 15 mm langen Raupen mit Spermatocysten angefüllt; auch eine große Zahl undifferenzirter Spermatogonien ist noch vorhanden. Dieses Entwicklungsstadium entspricht etwa dem der halberwachsenen Raupen von *Bombyx mori*. Bei erwachsenen Raupen dieser Art findet man in der Nähe des Ausführungsganges der Hoden bereits ausgebildete Spermatozoen. Bei Raupen der gleichen Altersstufe von *Phalera bucephala* befinden sich also die männlichen Geschlechtsprodukte noch auf einem recht frühen Stadium der Entwicklung, und es ist daher erklärlich, wenn wir die Apicalzelle noch in Ausübung ihrer Funktion antreffen.

Die Thätigkeit der Apicalzelle äußert sich zum Theil in eigenthümlichen Erscheinungen, bei denen in erster Linie auch der Kern eine Rolle spielt, und welche einer eingehenderen Beschreibung bedürfen.

An der dem Hodeninnern zugekehrten Seite des Kerns der Apicalzelle findet man regelmäßig eine Anhäufung äußerst feinkörniger dunkler Substanz, welche in dem sonst ausnahmsweise hellen Plasma der Apicalzelle durch ihre schwärzliche Färbung mit großer Deutlichkeit hervortritt (Figg. 24 u. 25). Die Substanz tritt unmittelbar am Kern oder doch in der Nähe desselben auf und zieht meist in Form eines Streifens, dessen Erscheinungsweise in den einzelnen Fällen wechselt, durch das Plasma nach dem Rand der Apicalzelle. Ich fand die fragliche Substanz bei allen Raupen der verschiedenen

Altersstadien und in sämtlichen Hodenfächern ohne Ausnahme. Die Form des Auftretens ist, wie schon erwähnt, eine verschiedene. Bei einer 15 mm langen Raupe zog durch das Plasma der Apicalzelle ein breiter dunkler Streifen, der sich aus schwarzen Körnchen von außerordentlicher Feinheit zusammensetzte (Fig. 24). Der Streifen umfasste die dem Hodenlumen zugekehrte Hälfte des Kerns, dessen Kontour an der Berührungsstelle undeutlich war. In unmittelbarer Nähe des Kerns befand sich eine Ansammlung von etwas größeren schwarzen Körnern. Einmal war bei einer 25 mm langen Raupe in der Nähe des Kerns statt der feinkörnigen Substanz nur ein homogener schwarzer Klumpen zu beobachten. Bei älteren Raupen kommt es vor, dass der Streifen sich in einzelne Strahlen auflöst, die fächerartig nach dem Rand der Apicalzelle verlaufen (Fig. 25). Wiederholt fand ich auch im Verlaufe des Streifens der feinkörnigen Substanz eine Ansammlung ziemlich großer schwarzer Körner, in verhältnismäßig weiter Entfernung vom Kern der Apicalzelle. Gewöhnlich theilte sich dann an dieser Stelle der Streifen in fächerartige Strahlen. In einigen wenigen Fällen war schließlich die feinkörnige Substanz gleichmäßig durch die ganze Apicalzelle vertheilt, wobei jedoch einzelne Strahlen besonders deutlich hervortraten.

Wir haben es hier mit einer Erscheinung zu thun, welche offenbar mit der Funktion der Apicalzelle in ursächlichem Zusammenhang steht. Die feinkörnige dunkle Substanz, welche aus dem Innern der Apicalzelle nach dem Rande zu strömen scheint, stellt jedenfalls von derselben ausgeschiedenes Nährmaterial dar. Da dasselbe immer in der Nähe des Kerns, meist sogar in unmittelbarer Berührung mit ihm auftritt, so lässt sich schon aus diesem Umstand schließen, dass der Kern zu der Substanz in Beziehung steht. Diese Annahme wird bestätigt durch das wiederholt beobachtete Verschwinden der Kerngrenzen und durch in Verbindung damit auftretende Gestaltveränderungen des Kerns. Schon bei einer 15 mm langen Raupe war die Kernmembran an der Berührungsstelle mit der ausgeschiedenen Substanz undeutlich (Fig. 24). Besonders klar war dies jedoch in einer Reihe von Fällen bei 5 cm langen Raupen. Hier ging der Inhalt des Kerns direkt in die feinkörnige dunkle Substanz über. In unmittelbarer Nähe des Kerns lag meist eine Anhäufung größerer schwarzer Körner (Fig. 25). Dabei war die Gestalt des Kerns auffallend verändert. Der sonst gewöhnlich ovale Kern war stark in die Länge gestreckt und an seinem inneren Ende, wo er in die feinkörnige Substanz übergang, allmählich verschmälert.

Man darf aus diesen Vorgängen mit Sicherheit schließen, dass der Kern der Apicalzelle bei der Produktion des Nährmaterials eine bedeutende Rolle spielt. Bei *Bombyx mori* wurden ebenfalls Veränderungen am Kern beobachtet, welche durch die Betheiligung desselben an der Funktion der Apicalzelle verursacht waren. Indessen war bei *Bombyx mori* die Thätigkeit der Apicalzelle eine vorwiegend assimilirende, indem Spermatogonien und aus der bindegewebigen Hülle des Hodens aufgenommene Stoffe zu Nährmaterial verarbeitet wurden. Bei *Phalera bucephala* findet zwar auch eine Auflösung von Spermatogonien statt, daneben aber übt die Apicalzelle eine energische secernirende Thätigkeit aus, indem sie selbständig, aus sich heraus, Nährmaterial producirt. Am besten lassen sich diese Vorgänge mit der Thätigkeit der Nährzellen in den Insektenovarien vergleichen, welche ebenfalls ein feinkörniges Material liefern, das von den Oocyten, wie hier von den Spermatogonien, aufgenommen wird. Dabei verändern die Nährzellkerne ihre Gestalt und verlieren theilweise ihre Begrenzung, Erscheinungen, welche den am Kern der Apicalzelle bei *Phalera bucephala* beobachteten vollkommen analog sind. Auch mit den von KORSCHULT für das Ovarium von *Dysticus marginalis* und anderen Insekten beschriebenen Vorgängen lassen sich die hier geschilderten Verhältnisse vergleichen. So finden wir zwischen den Oocyten und der von den Nährzellen ausgeschiedenen feinkörnigen Nährsubstanz ganz ähnliche Lagebeziehungen und darauf bezügliche Veränderungen des Kerns wie bei *Phalera bucephala* zwischen dem Kern der Apicalzelle und der ausgeschiedenen Substanz. In der Nähe der Oocyten wurden außerdem vielfach größere Körner und Klumpen der Nährsubstanz beobachtet, wie sie auch bei *Phalera bucephala* häufig in der Nähe des Kerns der Apicalzelle vorkommen.

Im Innern des Hodens von *Phalera bucephala* treten ziemlich häufig Degenerationserscheinungen auf. Bei Raupen sämtlicher Altersstadien findet man fast in jedem Hodenfach einzelne Spermatocysten, deren Zellen in Degeneration begriffen sind. Der Inhalt ihrer Kerne ist gewöhnlich zu einem homogenen schwarzen Klumpen zusammengefloßen. Es kann sich, wie ich glaube, hier nicht um einen Vorgang pathologischer Natur handeln, da die degenerirenden Spermatocysten stets einzeln und weit aus einander liegen und immer von durchaus normalen Spermatocysten umgeben sind, deren Zellen sich nicht selten in reger Theilung befinden. Ich möchte die Degenerationsvorgänge als eine Folge ungünstiger Ernährungsverhältnisse auffassen. Das Material der zu Grunde gehenden Spermatocysten

dient jedenfalls den übrigen wieder zur Nahrung. Bei den noch undifferenzirten Spermatogonien sind derartige Degenerationserscheinungen äußerst selten und kommen nur in weiter Entfernung von der Apicalzelle vor. Auch dieser Umstand lässt es wieder als das Nächstliegende erscheinen, dass Vorgänge der beschriebenen Art durch ungünstige Ernährung bedingt sind.

Bei älteren Raupen treten in der bindegewebigen Hülle des Hodens ebenfalls Degenerationserscheinungen auf. Hier ist es jedoch nicht wie bei *Bombyx mori* die innere, sondern die äußere Hüllenschicht, welche von denselben betroffen wird. Im Gewebe der Hülle liegen zahlreiche große und kleine schwarze Tropfen, welche auf eine fettige Degeneration schließen lassen (Fig. 25). Zwischen denselben findet man noch normale Kerne. Ich glaube nicht, dass man diese Erscheinungen mit der Thätigkeit der Apicalzelle in unmittelbaren Zusammenhang bringen darf, weil die innere Hüllenschicht in allen Fällen normal bleibt. Da sie außerdem nur bei ungefähr erwachsenen Raupen vorkommen, so deuten sie vielleicht auf den Beginn der Histolyse hin, um so mehr, als in dem Fettgewebe, welches die Hoden umhüllt, dieselben Degenerationserscheinungen zu beobachten sind.

2. Ovarien.

Bei den Raupen sämtlicher Altersstufen, die ich untersuchte, fand ich am vorderen Ende der Eiröhren die Apicalzelle, welche sehr klar und deutlich hervortritt (Fig. 26). Sie zeigt im Wesentlichen dieselben Verhältnisse wie bei *Bombyx mori*. Wie dort hat sie ihren Platz am vorderen blind geschlossenen Ende der Eiröhren, wo sie der Hülle dicht anliegt. Ihr Plasma ist sehr feinkörnig und deutlich von dem übrigen Plasma, welches die Eiröhre erfüllt, zu unterscheiden, in welches es jedoch gewöhnlich ohne scharfe Grenze übergeht. Um den Kern ist das Plasma der Apicalzelle besonders dicht und dunkler gefärbt als in den peripheren Partien, wo es etwas heller erscheint als das Plasma, in dem die Oogonien liegen (Fig. 26). Eine deutliche Thätigkeit der Apicalzelle ist eben so wenig wie bei *Bombyx mori* zu beobachten.

Der Kern der Apicalzelle stimmt in Form, Größe und Chromatinvertheilung mit den Kernen der Oogonien überein (Fig. 26). Er ist kreisrund oder oval und enthält eine Anzahl großer und kleiner, unregelmäßig vertheilter Chromatinkörner. Nur bei erwachsenen Raupen zeigt der Kern ein abweichendes Verhalten, indem das Chromatin zu

mehreren homogenen, grau gefärbten Tropfen zusammengefloßen ist, die in ihrer Mitte ein schwarzes Korn umschließen. Auf diesem Stadium übertrifft der Kern diejenigen der Oogonien auch etwas an Größe. Diese Vorgänge, welche ähnlich auch bei *Bombyx mori* beobachtet wurden, deuten auf den Beginn der Degeneration der Apicalzelle.

Auch unter den Oogonien wurden bei erwachsenen Raupen in einigen Fällen Degenerationserscheinungen beobachtet. Dass eine Auflösung von Oogonien stattfindet, geht auch daraus hervor, dass man im Plasma zwischen den Keimzellen schwarze, oft von hellen Höfen umgebene Körner findet, welche die bekannte Erscheinung der aus den Kernen der Keimzellen hervorgegangenen Zerfallprodukte bieten (Fig. 26). Auch im Plasma der Apicalzelle sind dieselben zu beobachten, aber erst dann, wenn die Degeneration der Apicalzelle bereits unverkennbar ist.

C. *Gastropacha rubi* (L.).

1. Hoden.

Von dieser Lepidopterenart standen mir nur erwachsene Raupen zur Verfügung. Die Hodenfächer sind bei denselben wie bei *Phalera bucephala* dicht mit Spermatocysten erfüllt. Weitere Entwicklungsstadien der männlichen Geschlechtsprodukte sind noch nicht vorhanden. Die Apicalzelle, welche wie gewöhnlich am vorderen Ende der Hodenfächer liegt, ist rings umgeben von noch undifferenzierten Spermatogonien, so dass also eine Verbindung mit der Hüllmembran nicht mehr vorhanden ist. Die Spermatogonien erscheinen wie bei *Bombyx mori* mit großem Nucleolus und vielen kleinen Chromatinkörnern, welche sich durch den Raum des Kerns vertheilen. Der Kern der Apicalzelle stimmt in der Größe und im Wesentlichen auch in der Chromatinvertheilung mit den Kernen der Spermatogonien überein. Der Kern ist umgeben von einem Hof sehr dichten feinkörnigen Plasmas. Dann folgt nach außen eine breite von weniger dichtem Plasma gebildete Zone, an deren Rand das Plasma der Apicalzelle in das den Raum des Hodenfaches füllende übergeht. Der innere dichte Plasmahof zeigt eine unregelmäßige, veränderliche Gestalt; bald erscheint er polygonal, bald abgerundet und lässt demgemäß gerade oder gekrümmte Begrenzungslinien erkennen. Die Grenze tritt gewöhnlich deutlich, manchmal sehr scharf hervor, so dass der Übergang zwischen dem Plasma des inneren Hofes und der äußeren Zone ein ziemlich unvermittelter ist. Von der Peripherie

des inneren Hofes gehen gewöhnlich Fortsätze aus, die manchmal nur in geringer, oft aber auch in sehr großer Anzahl vorhanden sind. Sie sind meist ziemlich lang, schmal und scharf zugespitzt, und treten in dem Plasma der äußeren Zone der Apicalzelle immer sehr deutlich hervor. Über den Rand der äußeren Zone gehen sie nicht hinaus, sondern endigen innerhalb derselben. Hauptsächlich findet man die Fortsätze an der dem Hodeninnern zugekehrten Seite der Apicalzelle.

V. LA VALETTE ST. GEORGE giebt eine Abbildung der Apicalzelle von *Gastropacha rubi*, welche mit den hier geschilderten Verhältnissen vollkommen übereinstimmt. Man unterscheidet deutlich einen inneren Plasmahof mit zahlreichen, vorwiegend von der inneren Seite ausgehenden spitzen Fortsätzen, und eine breite äußere Plasmazone.

In dem inneren Plasmahof war in zwei Fällen eine eigenthümliche Erscheinung zu beobachten. An der inneren Seite des Kerns befand sich ein deutlich umschriebener runder Fleck hellen lockeren Plasmas, etwa von der Größe des Kerns der Apicalzelle. Vielleicht stand der Plasmafleck zu dem letzteren in Beziehung, was sich jedoch nicht mit Bestimmtheit feststellen ließ, da der Kern scharf begrenzt erschien. Bei *Bombyx mori* wurden einmal ähnliche Verhältnisse beobachtet. Auch dort war auf der inneren Seite des Kerns ein heller Plasmahof vorhanden, der jedoch mit dem Kern in unmittelbarem Zusammenhang stand (Figg. 7 u. 8). Möglicherweise handelt es sich auch hier wieder um eine Betheiligung des Kerns an der Funktion der Apicalzelle, welche in der beschriebenen Weise zum Ausdruck kommt.

Die äußere Plasmazone der Apicalzelle ist ziemlich breit, und in Folge dessen erreicht die Apicalzelle bei *Gastropacha rubi* eine beträchtliche Größe. Im Plasma der äußeren Zone liegen Nahrungskörner in großer Menge, die man wohl auf denselben Ursprung zurückführen darf wie bei *Bombyx mori* und *Phalera bucephala*. Auch bei V. LA VALETTE ST. GEORGE findet man dieselben im Plasma der äußeren Zone abgebildet. In dem inneren Plasmahof sind sie dagegen niemals zu finden.

Von dem Rande der Apicalzelle führte wiederholt ein langer breiter Plasmastrang direkt nach dem Innern des Hodenfaches zwischen die Spermatocysten. Das Plasma dieses Stranges unterschied sich nicht von dem Plasma der äußeren Zone der Apicalzelle, nur war es theilweise noch etwas lockerer, ließ auch wohl eine Andeutung einer Längsstreifung erkennen. Auch Nahrungskörner fanden

sich in reichlicher Menge in dem Plasmastrang. Diese Erscheinung ist mir bis jetzt nur von *Gastropacha rubi* bekannt. Jedenfalls steht der Plasmastrang mit der Ernährungsthätigkeit der Apicalzelle in Verbindung und hat den Zweck, das von derselben gelieferte Material möglichst weit zwischen die Keimelemente vordringen zu lassen. V. LA VALETTE ST. GEORGE scheint diesen Plasmastrang und seine Beziehung zur Apicalzelle nicht beobachtet zu haben.

Die innere Schicht der bindegewebigen Hülle war wie bei *Bombyx mori* stark degenerirt. Bei einer Raupe war die Degeneration eine so vollständige, dass Kerne innerhalb der betreffenden Hüllenschicht überhaupt nicht mehr zu erkennen waren, sondern das ganze Gewebe sich von einer Menge großer und kleiner schwarzer Klumpen erfüllt zeigte. In anderen Fällen waren zwischen denselben noch normale Kerne vorhanden. Die äußere Schicht der Hülle war immer vollkommen normal. Diese Erscheinungen sind jedenfalls nur durch eine Abgabe von Material an die Apicalzelle und an die Keimzellen zu erklären. Da bei erwachsenen Raupen die Apicalzelle mit der Hülle nicht mehr in Verbindung steht, so muss man annehmen, dass dies auf früheren Stadien der Fall war und dass sie sich bereits von der Hüllmembran losgelöst hat, wie es auch für *Bombyx mori* beschrieben wurde.

2. Ovarien.

Bei erwachsenen Raupen von *Gastropacha rubi* tritt uns die Apicalzelle in derselben Weise entgegen, wie bei den bereits beschriebenen Arten. Ihr Plasma ist sehr dicht und ungewöhnlich dunkel gefärbt. Der Kern übertrifft die Kerne der Oogonien etwas an Größe und zeigt auch sonst wenig Ähnlichkeit mit denselben. In der Mitte des Kerns befindet sich eine umfangreiche Chromatinanhäufung, die entweder homogen erscheint oder sich aus dicht zusammengedrängten einzelnen Körnern zusammensetzt. Der übrige Raum des Kerns ist erfüllt von Chromatinkörnern und kurzen fadenartigen Stücken. Die Kerne der Oogonien zeigen dieselbe Chromatinvertheilung wie bei *Bombyx mori*. Im Plasma zwischen den Oogonien liegen zahlreiche schwarze Körner, die jedenfalls auch hier aus zerfallenen Keimzellen hervorgegangen sind. Auch findet man gewöhnlich einzelne in Zerfall begriffene Oogonien in der Nähe der Apicalzelle. Alle Verhältnisse weisen darauf hin, dass auch bei *Gastropacha rubi* im Ovarium der erwachsenen Raupen die Degeneration der Apicalzelle bereits begonnen hat.

D. *Pieris brassicae* L.

1. Hoden.

Bei dieser Form konnte ich wie bei *Bombyx mori* die Apicalzelle von ganz frühen Stadien an verfolgen. Die jüngsten Raupen, welche zur Untersuchung gelangten, waren etwa seit 24 Stunden ausgeschlüpft und 5—7 mm lang. Der Hoden ist auf diesem Stadium in der Entwicklung schon ziemlich weit vorgeschritten. Die bereits abgeschlossenen Hodenfächer sind erfüllt von Spermatogonien, die, wie gewöhnlich in einer feinkörnigen Plasmamasse eingebettet liegen. Die normale Chromatinvertheilung der Kerne der Spermatogonien ist dieselbe wie bei *Bombyx* und *Gastropacha*. Sehr häufig findet man indessen Spermatogonien, deren Chromatin sich in der Mitte des Kerns zu einer dichten, aus einzelnen Körnern bestehenden Anhäufung gesammelt hat, wobei die Randpartien vollkommen chromatinfrei bleiben (Fig. 27). Die Spermatogonien, deren Kerne diese Chromatinvertheilung zeigen, bereiten sich zur Theilung vor. Daher findet man derartige Spermatogonien auf allen Stadien der Entwicklung in größerer oder geringerer Anzahl in der Nähe der Apicalzelle (Figg. 29, 30).

Die Apicalzelle nimmt ihren gewöhnlichen Platz am vorderen Ende der Hodenfächer ein. Ihr Plasma ist auf den jüngsten Stadien kaum von dem übrigen Plasma im Innern des Hodens zu unterscheiden. Es erscheint nur um den Kern etwas dichter und feinkörniger als in den äußeren Partien. Der Kern selbst zeigt große Ähnlichkeit mit den Kernen der Spermatogonien. Auf Grund dieser übereinstimmenden Merkmale in Plasma und Kern dürfen wir wohl für *Pieris* dieselbe Entstehungsweise der Apicalzelle annehmen, welche für *Bombyx mori* nachgewiesen wurde, nämlich die Differenzirung aus einer Keimzelle.

Hinter der Apicalzelle zeigt die Hüllmembran schon bei ganz jungen Raupen eine flache Einstülpung (Figg. 27, 28). Dieselbe wird nie sehr tief, wie etwa bei *Bombyx mori*, ist aber immer mit großer Deutlichkeit wahrzunehmen. Die eingestülpte Hüllmembran bildet eine gegen das Innere des Hodenfaches gerichtete Vorwölbung, welcher die Apicalzelle mit einer breiten basalen Fläche aufsitzt.

Bei den jungen, einen Tag alten Raupen hat die Apicalzelle bereits ihre Thätigkeit begonnen. Dies geht daraus hervor, dass sie schon von einer großen Menge von Nahrungskörnern umgeben ist,

die auch hier wieder als Zerfallprodukte aufgelöster Spermatogonien aufzufassen sind (Fig. 27). Die Nahrungskörner lassen die nächste Umgebung des Kerns der Apicalzelle frei und erstrecken sich dann über eine breite Zone bis zu den Spermatogonien. Sie liegen sehr dicht und lassen manchmal eine ziemlich deutliche Anordnung in radiale, von der Apicalzelle ausstrahlende Reihen erkennen (Fig. 27).

Der Kern der Apicalzelle nimmt auch bei *Pieris* Antheil an der Thätigkeit derselben, wie ich bei Raupen verschiedener Altersstadien beobachten konnte. Der Kern erscheint manchmal ohne deutliche Grenze oder von unregelmäßiger Gestalt, indem er z. B. breite lappige Fortsätze aufweist (Fig. 28). Diese Vorgänge zeigen am meisten Ähnlichkeit mit den bei *Bombyx mori* beobachteten, wie denn überhaupt in Entwicklung und Thätigkeit der Apicalzelle zwischen *Pieris* und der genannten Form große Übereinstimmung herrscht.

Im Laufe der weiteren Entwicklung verschwindet allmählich die Einstülpung der Hüllmembran und die Apicalzelle rückt etwas weiter in das Lumen des Hodens hinein, wobei sie ihre Verbindung mit der Hülle ganz aufgibt. Wir finden daher auf späteren Stadien die Apicalzelle rings von Spermatogonien umgeben (Fig. 29). Der Kern, welcher noch immer große Ähnlichkeit mit den Kernen der Spermatogonien erkennen lässt, ist umgeben von einem Hof sehr hellen und dichten Plasmas, der gewöhnlich ziemlich scharf umgrenzt ist (Fig. 29). Derselbe ist fast ganz frei von Nahrungskörnern. Auf ihn folgt eine dunklere Plasmazone, in welcher die Nahrungskörner sehr zahlreich sind (Fig. 29). Nach den Spermatogonien zu nehmen sie allmählich an Menge ab, und hier geht das Plasma der Apicalzelle ganz allmählich in das den Raum des Hodens erfüllende Plasma über, so dass eine Grenze überhaupt nicht festzustellen ist. Die meisten Spermatogonien im nächsten Umkreis der Apicalzelle sind mit Plasmaschweifen versehen, welche auf dieselbe zustreben. Die Plasmaschweife sind, wie bei *Bombyx mori*, immer vorhanden, so lange die Apicalzelle eine Thätigkeit ausübt (Figg. 28, 29).

Bei späteren Larvenstadien, auch bei verpuppungsreifen Raupen, tritt uns die Apicalzelle noch wesentlich in der eben geschilderten Weise entgegen. Erst in der Puppe gehen weitere Veränderungen vor. Die kurz vor dem Verpuppen noch in großer Menge um die Apicalzelle vorhandenen Spermatogonien nehmen allmählich an Zahl ab, indem sie ihre weiteren Theilungs- und Ausbildungsstadien durchlaufen. Der helle Plasmahof um den Kern der Apicalzelle schwindet und das Plasma nimmt eine gleichmäßig dichte Beschaffenheit an,

wobei seine Farbe nach und nach dunkler wird. Bei Puppen, die im Januar geöffnet wurden, war das Plasma der Apicalzelle erst wenig dunkler gefärbt als das ihrer Umgebung. Spermatogonien waren noch in ziemlicher Anzahl vorhanden. Die Nahrungskörner waren gleichmäßig durch den ganzen Körper der Apicalzelle vertheilt. Bei noch älteren Puppen, die kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen stehen und bei ausgeschlüpften Faltern erscheint das Plasma der Apicalzelle sehr dunkel (Fig. 30). Der Kern zeigt keine scharfe Begrenzung mehr. Nahrungskörner liegen auch jetzt noch in großer Anzahl im Plasma der Apicalzelle. Von den Spermatogonien sind nur in der nächsten Umgebung der Apicalzelle noch wenige vorhanden; dagegen findet man Spermatocysten noch in großer Anzahl.

Weder an der Apicalzelle selbst noch an ihrer Umgebung ist bis zu dem Imaginalstadium von eigentlichen Degenerationserscheinungen etwas wahrzunehmen. Das allmähliche Dichterwerden des Plasmas so wie seine dunkle Färbung sind wohl durch einen in Folge der reichlichen Stoffabgabe an die Spermatogonien eingetretenen Verdichtungsprocess verursacht. Auch ist von der Larvenperiode bis zum Imaginalstadium eine merkliche Größenabnahme der Apicalzelle zu konstatiren (Figg. 29 u. 30), welche ebenfalls dafür spricht, dass die letztere zum Theil resorbirt wird. Demnach besteht die Rückbildung der Apicalzelle im Hoden von *Pieris* lediglich in der allmählichen Resorption bis auf einen geringen Rest. In dieser Hinsicht steht *Pieris* im Gegensatz zu *Bombyx*, wo die Rückbildung der Apicalzelle schon bald nach der Larvenperiode mit typischen Degenerationserscheinungen beginnt.

Auch bei *Pieris* gehen in der inneren Schicht der Hodenhülle Veränderungen vor, welche degenerativen Charakter tragen. Schon bei halberwachsenen Raupen erscheint das Plasma der betreffenden Hüllenschicht auffallend dunkel gefärbt und ganz von schwarzen Körnern durchsetzt (Fig. 29). Bei Puppen und ausgeschlüpften Faltern ist die innere Hüllenschicht in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmäßig schwarz gefärbt (Fig. 30). Da die äußere Schicht der Hülle immer normal bleibt, so sind die eben beschriebenen Vorgänge auch hier wieder auf eine Abgabe von Material an die Keimelemente zurückzuführen.

2. Ovarien.

Im Ovarium sind einen Tag nach dem Ausschlüpfen der Raupen die Eischläuche bereits angelegt. Sie sind ziemlich lang gestreckt und schlauchförmig, so dass ihre Gestalt eine für das Ovarium durchaus

typische ist und die weiblichen Genitalanlagen von den männlichen auf den ersten Blick zu unterscheiden sind. Die in den Eischläuchen liegenden Oogonien gleichen in jeder Beziehung den Spermatogonien. Wie bei *Bombyx mori*, so münden auch bei *Pieris* die Eischläuche vor dem Ausführungsgang in einen gemeinsamen Raum, in welchem Kerne liegen, die sich von denen der Keimzellen durch ihre geringere Größe unterscheiden. Das ganze Ovarium wird umschlossen von der bindegewebigen Hülle.

Die Apicalzelle ist bei den jungen, einen Tag alten Raupen ebenfalls schon vorhanden. Sie erscheint am vorderen blinden Ende eines jeden Eischlauches als eine Ansammlung dichten, dunkel gefärbten Plasmas, welche sich aus dem Inhalt des Eischlauches deutlich abhebt. Die Apicalzelle ist außerdem meist ziemlich umfangreich. Sie umschließt einen Kern, der meist am vordersten Ende des Eischlauches liegt und hier der Hüllmembran dicht angelagert ist. Der Kern zeigt länglich ovale Gestalt, umschließt einen Nucleolus und Chromatinkörner und stimmt in seiner Chromatinvertheilung sehr mit den Kernen der Oogonien überein. An Größe dagegen steht er denselben bedeutend nach. Auch bei *Bombyx mori* war der Kern der Apicalzelle im Ovarium kleiner als die Keimzellkerne; dagegen ist die Apicalzelle in ihrer Gesamtheit bei *Pieris* größer und deutlicher als bei *Bombyx*.

Im Plasma der Apicalzelle beobachtet man auf den jungen Stadien schwarze Körner in mäßiger Anzahl, woraus man auf eine Auflösung von Keimzellen und demgemäß auf eine Funktion der Apicalzelle schließen könnte. Das Letztere ist jedoch kaum als wahrscheinlich anzunehmen, denn auf älteren Stadien tritt uns die Apicalzelle wieder genau in derselben Weise entgegen, wie sie für *Bombyx mori* geschildert wurde. Es ist daher nicht einzusehen, warum die Apicalzelle auf ganz jungen Stadien, wo erst wenige Oogonien vorhanden sind und nur für kurze Zeit in Thätigkeit treten sollte.

Bei allen späteren Larvenstadien liegt die Apicalzelle am vordersten Ende der Eiröhren, von deren Wandung sie sich nur wenig abhebt. Gegen den Eiröhreninhalt scheint sie ziemlich abgeschlossen und es sind keine Anzeichen einer Thätigkeit vorhanden. Ihr Plasma ist gewöhnlich etwas heller als dasjenige, in dem die Oogonien liegen. Zwischen den letzteren findet man auch jetzt noch zerstreut schwarze Körner. In dieser Weise fand ich die Apicalzelle noch bei erwachsenen Raupen.

E. *Vanessa io* L.

Hoden.

Die jüngsten Raupen dieser Art, welche zur Untersuchung gelangten, waren etwa halb erwachsen. Auch hier konnte ich die Apicalzelle bis zum Imaginalstadium verfolgen. Die Verhältnisse stimmen im Wesentlichen mit den bei *Pieris* herrschenden überein. Bei halberwachsenen Raupen steht die Apicalzelle bereits nicht mehr mit der Hüllmembran in Verbindung, sondern ist rings von Spermatogonien umgeben. Ihre Gestalt ist daher wie bei *Pieris* abgerundet, von annähernd kreisförmigem Umriss. Der Kern besitzt etwa die Größe der Spermatogonienkerne, mit denen er auch in der Chromatinvertheilung Ähnlichkeit zeigt (Fig. 31). Er ist oft von einem Plasmahof umgeben, der etwas heller erscheint als die periphere Zone der Apicalzelle, doch ist dieser Unterschied nicht so deutlich wie bei *Pieris*, und in manchen Fällen überhaupt nicht wahrzunehmen. Das Plasma erscheint dann gleichmäßig dicht und dunkel gefärbt (Fig. 31). Nahrungskörner sind auch bei *Vanessa io* in großer Zahl vorhanden.

Bei erwachsenen Raupen zeigt die Apicalzelle noch dieselben Verhältnisse wie bei halberwachsenen. Die Veränderungen während der Puppenperiode beschränken sich wie bei *Pieris* auf ein Dichter- und Dunklerwerden des Plasmas. Bei der Imago erscheint daher das Plasma gleichmäßig dicht, tief dunkel gefärbt und noch von Nahrungskörnern erfüllt. Die Veränderungen der Apicalzelle sind wie bei *Pieris* durch allmähliche Resorption zu erklären. Indessen ist gegen *Pieris* in so fern ein Unterschied zu konstatiren, als bei *Vanessa* im Hoden des ausgeschlüpften Falters eine Anzahl der noch vorhandenen Spermatogonien in Degeneration begriffen ist, was uns bei *Pieris* nicht entgegentrat. Die Zahl der noch übrigen Spermatogonien ist verschieden. Manchmal sind es nur noch wenige, die dann gewöhnlich schon degenerirt sind, und deren Kerninhalt aus einem homogenen schwarzen Klumpen besteht; oder die Spermatogonien sind noch in größerer Anzahl vorhanden, tragen aber auch schon deutliche Zeichen der beginnenden Degeneration. Die Kerne sind von breiten schwarzen Rändern umgeben, oder der ganze Inhalt ist bereits dunkel gefärbt, doch sind Nucleolus und Chromatinkörner noch zu erkennen.

Die innere Hüllenschicht erleidet dieselben Veränderungen bei *Pieris*. Der Anfang derselben ist bereits bei halberwachsenen

Raupen zu bemerken, indem das Plasma stellenweise dunkel erscheint (Fig. 31).

Ovarien von *Vanessa io* habe ich in Ermangelung günstigen Materials nicht untersucht. Man darf indessen annehmen, dass die Apicalzelle hier wie bei allen anderen untersuchten Arten vorhanden ist und ähnliche, wenn nicht dieselben Verhältnisse erkennen lässt.

F. Allgemeine Betrachtungen über die Apicalzelle und ihre Beziehungen zu den übrigen Zellelementen der Keimdrüsen.

Die Apicalzelle entsteht aus einer Urkeimzelle und wird in Folge dessen bereits auf einem sehr frühen Stadium angelegt. Bei *Bombyx mori* findet die Anlage schon im Embryo statt, bei den übrigen Formen wahrscheinlich auch auf einem entsprechend frühen Stadium. Im Hoden wie im Ovarium nimmt die Apicalzelle immer denselben Platz am vorderen blindgeschlossenen Ende der Genitalschläuche ein. Während die Apicalzelle im Hoden und im Ovarium auf dieselbe Weise entsteht und auch auf den frühesten Stadien ihrer Anlage in ihren wesentlichen Merkmalen ziemliche Übereinstimmung zeigt, ist ihr weiteres Verhalten bei beiden Geschlechtern ein durchaus verschiedenes.

Im Hoden übernimmt die Apicalzelle die Ernährung der Spermatogonien. Schon bald nach dem Ausschlüpfen der Raupen sehen wir sie bedeutend heranwachsen und eine energische Thätigkeit entfalten. Indem die Apicalzelle von der Hülle mehr in das Innere des Hodenfaches rückt und sich über eine weite Fläche ausdehnt, wird es ihr möglich, mit einer großen Zahl der Spermatogonien in direkte Berührung zu treten. Dabei bleibt sie jedoch bei verschiedenen Formen während der Periode ihrer energischsten Thätigkeit mit der Hüllmembran in Verbindung (*Bombyx*, *Phalera*). Bei anderen Formen wird die Verbindung mit der Hülle auf verhältnismäßig frühen Stadien gelöst (*Pieris*, *Vanessa*). Die Apicalzelle nimmt von außen Material auf, um dasselbe zu verarbeiten und es dann an die Spermatogonien wieder abzugeben. Zu diesem Zwecke werden, offenbar unter dem Einfluss der Apicalzelle, im nächsten Umkreis derselben Keimzellen aufgelöst, welche den übrigen wieder zur Nahrung dienen. Die geformten Bestandtheile der aufgelösten Keimzellen, die Chromatinkörner, findet man in großer Menge im Plasma der Apicalzelle als »Nahrungskörner«. Sie werden hier jedenfalls aufgelöst, ehe sie zu weiterer Verwendung brauchbar sind. Außerdem erhält die Apicalzelle noch eine Zufuhr von Material aus der inneren Schicht der

bindegewebigen Hülle. Indem die Apicalzelle von außen Stoffe aufnimmt, um dieselben in Nährsubstanz überzuführen, übt sie eine assimilirende Thätigkeit aus. Die assimilirten Stoffe werden als Nährmaterial wieder an die Keimzellen abgegeben. Bei allen untersuchten Formen äußert sich die Funktion der Apicalzelle vorwiegend in dieser Richtung. Indessen kann die Apicalzelle auch selbständig aus ihrem Innern Nährsubstanz produciren, und so die Bedeutung einer secernirenden Nährzelle gewinnen. Daneben bleibt jedoch die ersterwähnte Funktion bestehen (*Phalera*). Sowohl an der assimilirenden wie an der secernirenden Thätigkeit kann sich der Kern der Apicalzelle unmittelbar betheiligen (*Bombyx*, *Phalera*, *Pieris*). Die Antheilnahme des Kerns an der Funktion der Apicalzelle kommt zum Ausdruck durch Gestaltveränderungen, Auftreten von Fortsätzen, Verschwinden der Kerngrenzen. Die energischste Thätigkeit der Apicalzelle findet während der Larvenperiode statt. Bei erwachsenen Raupen hat dieselbe im Wesentlichen ihr Ende erreicht. In der Puppe tritt bei allen auf diesen Stadien untersuchten Formen Degeneration der Apicalzelle ein. Die noch vorhandenen Nährstoffe werden zum Theil von den Spermatogonien resorbirt. Der Kern der Apicalzelle zerfällt früher oder später. Bei den Imagines findet man die Apicalzelle nur in stark vorgeschrittener Degeneration. Gewöhnlich geht mit der Apicalzelle ein Rest von nicht mehr zur Entwicklung gelangenden Spermatogonien zu Grunde.

Im Ovarium ist die Apicalzelle bei *Bombyx mori* schon auf dem Stadium ihrer ersten Anlage viel kleiner und unscheinbarer als im Hoden. Nur bei *Pieris* zeigt sie sich auf frühen Stadien etwas stärker entwickelt. Während der Larvenperiode zeigt die Apicalzelle bei allen untersuchten Formen ein durchaus gleichartiges Verhalten. Sie lässt einen merklichen Fortschritt nicht erkennen und erreicht im Vergleich zu der Apicalzelle im Hoden eine nur geringe Größe. Eben so wenig sind Anzeichen vorhanden, welche auf eine ähnliche Thätigkeit wie im Hoden schließen lassen. Die Apicalzelle behält unveränderlich ihren ursprünglichen Platz am vorderen Ende der Eiröhren, wo man sie auf allen Stadien der Hülle dicht angelagert findet. Niemals tritt sie zu den Keimzellen in ähnliche Beziehung wie im Hoden. Aus diesen Gründen ist es nicht möglich, der Apicalzelle im Ovarium eine ähnliche Bedeutung wie im Hoden zuzusprechen, sondern sie ist als ein der Apicalzelle im Hoden der Anlage nach zwar entsprechendes, aber im Wesentlichen funktionslos gewordenes Gebilde aufzu-

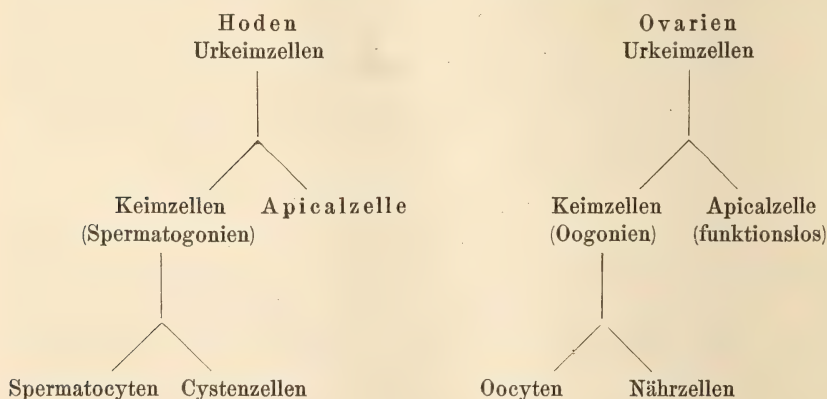
fassen. Bei erwachsenen Raupen finden wir bei allen untersuchten Formen außer *Pieris* an der Apicalzelle Anzeichen der beginnenden Degeneration, welche während des Puppenstadiums weiter fortschreitet (*Bombyx*). In diesem Punkte ist das Verhalten der Apicalzelle im Ovarium und im Hoden ein gleichartiges. Auch im Ovarium geht mit der Apicalzelle eine Anzahl Keimzellen zu Grunde. Bei den Formen, bei denen die Degeneration der Apicalzelle bereits am Ende der Larvenperiode auftritt, sind die Ovarien schon so weit in der Entwicklung vorgeschritten, dass nur noch wenig undifferenzierte Oogonien zurückgeblieben sind (*Bombyx*, *Phalera*, *Gastropacha*). Bei *Pieris* dagegen sind die Ovarien der erwachsenen Raupen in der Entwicklung noch weit zurück, und es ist noch eine große Menge undifferenzirten Zellmaterials vorhanden. In Folge dessen wird die Degeneration hier erst auf einem späteren Stadium eintreten.

Der Grund, warum die Apicalzelle nur im Hoden in Funktion tritt, ist jedenfalls in der ganz verschiedenen Entwicklung der männlichen und weiblichen Keimelemente zu suchen. Die Spermatogonien entwickeln sich lediglich durch wiederholte Theilung zu den Spermatozoen, für welche möglichst geringe Körpermasse und leichte Beweglichkeit von höchster Bedeutung sind. Die männlichen Keimzellen bedürfen daher nur einer geringen Menge Nährsubstanz, mit welcher sie zweckmäßig vor Beginn der Differenzirung versehen werden. Um diese Funktion zu erfüllen, genügt eine große Nährzelle, die Apicalzelle, welche jedoch schon auf einem sehr frühen Stadium angelegt werden muss. Im Laufe der Entwicklung treten allerdings noch die Cystenkerne auf, denen auch eine ernährende Thätigkeit zukommt. Dieselbe ist jedoch gegenüber der Thätigkeit der Apicalzelle nur von untergeordneter Bedeutung.

Im Ovarium verläuft die Entwicklung ganz anders. Die weiblichen Geschlechtsprodukte, die Eier, werden mit einer großen Menge Nährsubstanz versehen und erreichen daher eine bedeutende Größe. Zum Schutz gegen äußere Einflüsse werden sie außerdem mit einer festen Hülle umgeben. Es ist ganz unmöglich, dass eine so beträchtliche Menge Nährmaterial, wie im Hoden, von einer einzigen Zelle beschafft wird; es wird vielmehr für jede zur Entwicklung gelangende Eizelle eine größere Anzahl Nährzellen gebildet. In Folge dessen wird auch eine Versorgung der Oogonien mit Nährsubstanz überflüssig. Wenn wir trotzdem die Apicalzelle auch im Ovarium finden, so ist dies wohl dadurch zu erklären, dass sie auf einem sehr frühen Stadium angelegt wird, auf welchem Hoden und Ovarien

nach ihren morphologischen Verhältnissen kaum zu unterscheiden sind und eine äußerlich erkennbare geschlechtliche Differenzierung der Keimelemente überhaupt noch nicht stattgefunden hat. Wie Hoden und Ovarien sich auf diesem Stadium in allen Stücken entsprechen (vgl. Figg. 1 u. 18), so ist auch die Apicalzelle des Ovariums der Apicalzelle des Hodens vollkommen homolog. Erst durch den eigenartigen Entwicklungsgang der weiblichen Geschlechtsprodukte ist sie ganz oder fast ganz funktionslos geworden und in Folge dessen rückgebildet. In diesem Sinne lässt sich die Apicalzelle des Ovariums recht gut mit einem rudimentären Organe vergleichen.

Unterwerfen wir nun die verschiedenen Zellelemente, welche im Hoden und im Ovarium aus den Urkeimzellen hervorgehen, einer kurzen vergleichenden Betrachtung. Bei beiden Geschlechtern findet eine zweimalige Differenzierung des Keimzellenmaterials nach zwei Richtungen statt. Nach der Differenzierung der Apicalzellen gehen aus den Urkeimzellen durch indirekte Theilung die eigentlichen Keimzellen, Spermatogonien bzw. Oogonien hervor. Dieselben sondern sich abermals nach zwei Richtungen und liefern im Hoden die Spermatocyten und, wie man allgemein annimmt, die Cystenzellen, im Ovarium die Oocyten und die Nährzellen. Die Genealogie der Zellelemente der Keimdrüsen lässt sich durch folgende Schemata veranschaulichen, deren Glieder sich wechselseitig entsprechen:



Die Apicalzellen nehmen als einzige von dem Material der Urkeimzellen dauernd übrig bleibende Zellen eine gänzlich isolirte Stellung ein und sind morphologisch mit keiner der später in den Keimdrüsen vorhandenen Zellenarten zu vergleichen. Im Ovarium bewahrt die Apicalzelle im Wesentlichen ihren ursprünglichen Charakter,

während sie im Hoden in Folge der übernommenen Funktion bedeutende Veränderungen erfährt. Die innige Beziehung der Keimzellen zu der Apicalzelle im Hoden ist nur durch die Thätigkeit derselben als Nährzelle bedingt, und im Ovarium, wo diese Thätigkeit fehlt, sehen wir eine ähnliche Beziehung zwischen Keimzellen und Apicalzelle nicht eintreten.

Funktionell lässt sich die Apicalzelle des Hodens den Nährzellen des Ovariums vergleichen. Beide haben die Ernährung der Keimzellen übernommen und zeigen auch in ihrer Thätigkeit manche Übereinstimmung (secernirende Thätigkeit, Betheiligung des Kerns).

Morphologisch dagegen entsprechen den Nährzellen des Ovariums die Cystenzellen im Hoden. Beide Zellenarten gehen aus den Keimzellen hervor und beiden kommt eine ernährende Thätigkeit zu, die allerdings bei den Cystenzellen gegenüber der energischen Thätigkeit der Nährzellen sehr zurücktritt. Gegenüber der allgemein herrschenden und offenbar richtigen Annahme, dass die Cystenzellen unmittelbar aus den Keimzellen hervorgehen, hat SPICHARDT die Vermuthung ausgesprochen, dass sie auf die kleinen Kerne zurückzuführen sind, die man auf jungen Stadien in dem Raum zwischen den Hodenschläuchen und dem Ausführungsgang findet (Fig. 1 *klk*). Diese letzteren lässt er allerdings aus den Urkeimzellen hervorgehen, und somit wäre nach SPICHARDT die Absonderung der Cystenzellen nur in ein sehr frühes Stadium verlegt, während die Entstehung im Grunde dieselbe bliebe. Da im Ovarium, wie im nächsten Abschnitt gezeigt werden soll, aus den entsprechenden kleinen Kernen die Follikelzellen hervorgehen, so wären, wenn die Vermuthung SPICHARDT's richtig ist, die Cystenzellen den Follikelzellen morphologisch gleichzusetzen. In diesem Falle würde im Hoden ein Äquivalent für die Nährzellen des Ovariums fehlen.

Wie diese Verhältnisse auch liegen, wir müssen jedenfalls die Apicalzellen auf der einen, sowie die Cysten- und Nährzellen auf der anderen Seite als morphologisch nicht gleichwerthige Gebilde streng aus einander halten, obwohl sie in ihrer Funktion theilweise Beziehungen erkennen lassen.

Zusammenfassung der Resultate.

1) Die Apicalzelle wird im Hoden wie im Ovarium angelegt und ist als eine umgewandelte Urkeimzelle aufzufassen.

2) Sie differenzirt sich dementsprechend bereits auf einem sehr frühen Stadium (bei *Bombyx mori* schon im Embryo).

3) In jedem der Genitalschläuche, und zwar immer am vorderen blinden Ende derselben, wird je eine Apicalzelle angelegt.

4) Im Hoden übernimmt die Apicalzelle die Ernährung der Keimzellen; sie wächst in Folge dessen bedeutend heran und entwickelt sich zur ausgesprochenen Nährzelle.

5) Ihre Thätigkeit als solche kann eine doppelte sein: durch Aufnahme von Material und Verarbeitung desselben übt sie eine **assimilirende** Thätigkeit aus; außerdem kann sie durch selbständige Produktion von Nährsubstanz die Bedeutung einer **secernirenden Nährzelle** gewinnen.

6) Der Kern der Apicalzelle ist häufig sowohl an der assimilirenden wie an der secernirenden Thätigkeit derselben unmittelbar betheiligt. (Die Abgabe von assimilirtem Nährmaterial möchte ich nicht als »Secerniren« auffassen, da ich die selbständige Produktion von Nährmaterial mit diesem Wort benenne.)

7) Nach Beendigung ihrer Thätigkeit verfällt die Apicalzelle der Degeneration; dieselbe tritt entweder schon mit dem Ende der Larvenperiode oder während der Puppenperiode ein. Mit der Apicalzelle geht ein Rest von Keimzellen zu Grunde.

8) Im Ovarium bleibt die Apicalzelle im Wesentlichen funktionslos; sie erfährt keine merkwürdige Weiterentwicklung, tritt auch nicht in Beziehung zu den Keimzellen.

9) Am Ende der Larvenperiode beginnt die Apicalzelle im Ovarium ebenfalls zu degeneriren. Auch hier geht eine Anzahl Keimzellen mit ihr zu Grunde.

II. Die postembryonale Entwicklung der Ovarien bei *Bombyx mori* L. und *Pieris brassicae* L.

Wie im Hoden, so beginnt auch im Ovarium die weitere Entwicklung und Differenzirung der Keimelemente schon während des Larvenstadiums. Am Ende der Larvenperiode ist dieselbe so weit gefördert, dass in den Eiröhren bereits Eizellen, Nährzellen und Follikelzellen zu unterscheiden sind. Bei *Bombyx mori* ist sogar schon eine große Anzahl (20—25) Ei- und Nährkammern angelegt.

Um den allmählichen Entwicklungsgang der Ovarien und ihrer Zellelemente Schritt für Schritt zu verfolgen, müssen wir noch einmal auf die frühesten Stadien zurückgreifen. Bei den Embryonen, welche einige Tage vor dem Ausschlüpfen stehen, liegen in den kurzen, eben erst angelegten Eischläuchen weibliche Urkeimzellen in nur geringer Anzahl. Zwischen den Eischläuchen und dem Ausführungsgang liegen Kerne, die in ihrer Chromatinvertheilung mit den Kernen der Urkeimzellen vollkommen übereinstimmen, an Größe ihnen jedoch bedeutend nachstehen (Fig. 18). Die Urkeimzellen stellen ein vollkommen gleichwerthiges und undifferenziertes Zellmaterial dar. Wie schon früher erwähnt, sind auf diesen jungen Stadien selbst in Ovarien und Hoden keine morphologischen Unterschiede zwischen den Urkeimzellen aufzufinden. Auch in der Form der Genitalanlage besteht zwischen Hoden und Ovarien große Übereinstimmung. Dieselben Verhältnisse finden sich nach HEYMONS bei Orthopteren, Odonaten und bei *Lepisma*. Auch hier besteht in der Erscheinung der Urkeimzellen so wie in der Gestalt der Genitalanlage auf jungen Stadien kein Unterschied.

Welchen Ursprungs die kleinen, von den Urkeimzellen getrennten Kerne sind, ist auf den späten Embryonalstadien nicht mehr festzustellen. Nach den Untersuchungen von SPICHARDT über die männlichen Geschlechtsorgane von *Bombyx mori* gehen diese Kerne, die sich auch im Hoden finden (Fig. 1), aus demselben Zellmaterial hervor wie die Urkeimzellen. In den Ovarien liefern die fraglichen Kerne später das Epithel des Eiröhrenstiels und die Follikelzellen. Nach den Untersuchungen von HEYMONS (Orthopteren, Dermapteren, *Lepisma*) sind jedoch Urkeimzellen und Epithelzellen gesonderten Ursprungs. Auch sind die Epithelzellen durch ihre geringere Größe so wie ihre etwas dunklere Färbung leicht von den Keimzellen zu unterscheiden. Der Größenunterschied tritt auch bei *Bombyx* und *Pieris* sehr deutlich hervor; dagegen sind in Chromatinvertheilung und Färbung zwischen den Urkeimzellen und den späteren Epithelzellen keine Unterschiede aufzufinden (Figg. 18, 19).

Nach dem Ausschlüpfen der Raupen beginnen die jungen Eischläuche sehr bald in die Länge zu wachsen und die Urkeimzellen beginnen sich zu vermehren. Gleichzeitig vermehren sich auch die kleineren Kerne und erfüllen bald den ganzen Raum hinter den Eischläuchen (Fig. 19). Schon hier zeigen sie das Bestreben, sich längs der Hülle des Ovariums neben einander anzuordnen. Auch treten vielfach schon Zellgrenzen zwischen den Kernen auf. Bei etwa 12 mm

langen Raupen ist auch der hintere Theil der Eischläuche auf eine beträchtliche Strecke von Zellen erfüllt, welche aus eben den Kernen hervorgegangen sind, die früher in dem Raume hinter den Eischläuchen lagen (Fig. 32 *Epx*). Die den vorderen Theil des Eischlauches erfüllenden Keimzellen (Fig. 32 *Oog*) lassen noch keinerlei Veränderungen erkennen. Zwischen den Keimzellen bemerkt man gelegentlich einzelne Zellen, deren Kerne durch ihren geringen Umfang auffallen, im Übrigen aber mit den Keimzellen übereinstimmen (*oog*).

Bei etwa 15—18 mm langen Raupen haben sowohl die Oogonien, wie wir die Keimzellen wohl jetzt nennen können, wie die Zellen im hinteren Theil der Eiröhre an Zahl bedeutend zugenommen (Fig. 33) und die Eiröhren selbst sind beträchtlich gewachsen. Aber auch hier ist noch keine weitere Differenzirung der Zellelemente eingetreten.

In den Eiröhren von 20 mm langen Raupen haben dagegen schon bedeutende Veränderungen stattgefunden. Im hinteren Theil der Eiröhre sind die Zellen, die bisher den ganzen Raum derselben füllten, an die Wandungen gerückt und haben sich hier neben einander angeordnet, so dass sie bereits ein deutliches Epithel bilden (Fig. 34 *Epx*). Im Inneren der Eiröhre beginnt sich in Folge der Wanderung der Zellen nach der Wand ein Hohlraum oder ein Lumen zu bilden. Dasselbe wird allmählich deutlicher und breiter, die Anordnung der Zellen an den Wandungen wird noch regelmäßiger, und schließlich erscheint die Eiröhre an ihrem hinteren Theil von einem typischen einschichtigen Epithel ausgekleidet (Figg. 35, 38 *Epx*).

Die Oogonien haben bei 20 mm langen Raupen ebenfalls schon Veränderungen erfahren. Sie erfüllen dicht gedrängt den vorderen Theil der Eiröhre. In Folge der starken Vermehrung sind die aus den im embryonalen Ovarium vorhandenen Urkeimzellen hervorgegangenen Oogonien etwas kleiner geworden (Figg. 18 u. 34 *Oog*). Nur im vordersten Theil der Eiröhre findet man hier und auch noch auf späteren Stadien Oogonien, die ihren ursprünglichen Charakter bewahrt haben und noch im Wesentlichen den Urkeimzellen gleichen (Figg. 20, 21, 22). Zwischen den Oogonien beobachtet man, wie auch schon auf etwas früheren Stadien, zuweilen einzelne oder zu kleinen Gruppen zusammengeschlossene Zellen, deren Kerne bedeutend kleiner sind als die der Oogonien (Figg. 32, 34 *oog*). Dieselben erinnern sehr an die Epithelzellen des Ausführungsganges und es wäre wohl denkbar, dass einzelne derselben zwischen die Keimzellen hineinrückten, da zwischen beiden Zellenarten keine scharfe Grenze besteht (Figg. 32—34). Auffallend ist jedoch, dass man auf wenig

älteren Stadien derartige kleine Zellen nicht mehr zwischen denselben findet, vielmehr alle Zellen ohne Ausnahme in die Differenzirung eintreten. Da wir aber dieses Letztere für Epithelzellen, welche zwischen die Keimzellen gerückt sind, nicht annehmen können, so wird es sich in den erwähnten Fällen wohl nur um ausnahmsweise kleine Oogonien handeln.

Die Differenzirung der Keimzellen beginnt damit, dass die dem Ausführungsgang zunächst liegenden Oogonien ihre ursprüngliche Chromatinvertheilung verlieren und in ein Knäuelstadium eintreten. Neben dem Nucleolus und den Chromatinkörnern treten Chromatinfäden auf, die sich zuerst noch deutlich aus einzelnen hinter einander gereihten Körnern zusammensetzen, sich aber bald zu homogenen Fäden zusammenschließen. Auf Fig. 34 sieht man vor dem Ausführungsgang eine Zone von Oogonien, die im Begriff sind, sich zu dem Knäuelstadium umzubilden.

Bis zu diesem Stadium hält die Entwicklung der Ovarien von *Bombyx mori* und *Pieris brassicae* etwa gleichen Schritt. Weiterhin verläuft dieselbe jedoch bei *Bombyx* bedeutend schneller als bei *Pieris*. In Folge der schnellen Entwicklung wachsen die Eiröhren bei *Bombyx* rasch in die Länge. Da jedoch die Eiröhren eines Ovariums sammt ihrer Peritonealhülle noch in eine Hülle von lockerem Bindegewebe eingeschlossen sind, so werden sie durch dieselbe gehindert, in gerader Richtung weiter zu wachsen. Sie biegen daher seitlich aus und legen sich allmählich in Windungen, deren Zahl und Größe mit dem weiteren Wachsthum der Eiröhren zunimmt. Auf diese Weise nehmen die Eiröhren, welche bereits in der Raupe eine beträchtliche Länge erreichen, einen nur beschränkten Raum ein.

Die Differenzirung der Keimelemente erfolgt so schnell, dass bereits bei halberwachsenen Raupen am hinteren Ende der Eiröhre eine Anzahl Ei- und Nährkammern angelegt ist, welche jedoch noch nicht vollkommen abgeschlossen sind, sondern ungefähr auf dem Stadium stehen, welches Fig. 43 von einer Puppe von *Pieris* zeigt. Bei verpuppungsreifen Raupen dagegen finden wir bereits eine große Anzahl in der Ausbildung weit vorgeschrittener Ei- und Nährkammern. Die Nährzellen befinden sich in energischer Thätigkeit und die Oocyten sind bereits zu einer beträchtlichen Größe herangewachsen (Fig. 45).

Bei *Pieris* geht die Entwicklung der Ovarien viel langsamer von statten. Hier ist bei erwachsenen Raupen die Differenzirung erst so weit vorgeschritten, dass man im hinteren Theil der Eiröhren Keimbläschen, Nährzellkerne und Follikelzellkerne unterscheiden kann.

Ihre definitive Ausbildung erfahren die Ovarien erst während der Puppenperiode. In der Raupe erreichen sie nur die Länge von etwa $1\frac{1}{2}$ mm und bleiben ziemlich gerade gestreckt, auch während der Puppenperiode. In Folge dessen bietet *Pieris* zum Studium der Zelldifferenzirung ein günstigeres Objekt als *Bombyx*, wo auf Schnitten in Folge der mehrfachen Umbiegung der Eiröhren immer nur kleinere Stücke derselben in der Längsrichtung getroffen werden. Da der Verlauf der Differenzirung bei beiden Arten im Wesentlichen derselbe ist, so habe ich mich bei der Beschreibung der weiteren Entwicklung und bei den Abbildungen auf *Pieris* beschränkt.

Nachdem die dem Ausführungsgang zunächst liegenden Oogonien in das Knäuelstadium eingetreten sind, finden wir auf einem etwas älteren Stadium den ganzen mittleren Theil der Eiröhre von Kernen erfüllt, welche alle dieses Knäuelstadium zeigen. Sobald die Oogonien in dasselbe eintreten, verschwinden die Zellgrenzen, um erst später wieder aufzutreten. Fig. 35 zeigt diese Verhältnisse bei einer etwa 25 mm langen Raupe von *Pieris*. Der vorderste Theil der Eiröhre mit der Apicalzelle ist nicht mehr getroffen, da die Eiröhre an dieser Stelle etwas umbiegt. Die im vorderen Theil sichtbaren Kerne zeigen noch im Wesentlichen die ursprüngliche Chromatinvertheilung, Nucleolus und Chromatinkörner. Allmählich treten Fäden auf, bis die Kerne in ein typisches Knäuelstadium übergehen. In der Nähe des Ausführungsganges nehmen die Kerne der Keimzellen allmählich wieder etwas an Größe zu. Der Unterschied zwischen Keim- und Epithelzellen tritt jetzt, da die Chromatinvertheilung eine verschiedene ist, sehr deutlich hervor.

Die den vorderen und mittleren Theil der Eiröhre erfüllenden Keimzellen sind als ein noch völlig gleichwerthiges Zellmaterial aufzufassen. Alle Kerne ohne Ausnahme treten in das Knäuelstadium ein und es ist daher nicht anzunehmen, dass die aus den im vorderen Theil der Eiröhre befindlichen, noch undifferenzirten Urkeimzellen hervorgegangenen Zellen sich bereits nach verschiedener Richtung differenzirt haben, obwohl sie nicht mehr als undifferenzierte Zellen anzusehen sind, da sie mit ihrer Chromatinvertheilung ihre ursprüngliche Beschaffenheit geändert haben.

In demselben Maße, wie nun die Eiröhren an Länge zunehmen, schreitet die weitere Ausbildung der Zellelemente fort. Bei etwas mehr als halberwachsenen Raupen sind im hinteren Theil der Eiröhren bereits Keimbläschen, Nährzellkerne und Follikelzellkerne zu unterscheiden (Fig. 38). Bei verpuppungsreifen Raupen ist die Aus-

bildung ebenfalls noch nicht weiter vorgeschritten. Die ganze Eiröhre entspricht nun von der Spitze bis zu der Stelle, wo das Epithel des Eiröhrenstiels beginnt, der Endkammer oder dem Keimfach der Eiröhren des ausgebildeten Ovariums. Es lassen sich jetzt an der Eiröhre mehrere auf einander folgende Abschnitte oder Zonen von verschieden weit differenzierten Zellelementen unterscheiden (Figg. 36 bis 38), auf welche wir die allgemein gebräuchlichen Benennungen anwenden wollen. Der vorderste Abschnitt enthält noch undifferenzierte Oogonien und entspricht der Keimzone (Fig. 36 *Oog*). Sodann ist die Eiröhre auf eine beträchtliche Strecke von Kernen erfüllt, welche das Knäuelstadium zeigen (Figg. 36 u. 37). Diese Strecke entspricht daher der Synapsiszone. Sobald die Keimzellen in das Synapsisstadium eintreten, verschwinden die Zellgrenzen, welche in der Keimzone sehr deutlich sind (Fig. 36), und treten erst an den bereits differenzierten Keimbläschen und Nährzellkernen wieder auf. Eine entsprechende Erscheinung hat PAULCKE im Ovarium von *Apis mellifica* beobachtet. Hier verschwinden in der Differenzierungszone an den Nährzellen die Zellgrenzen und treten ebenfalls erst später wieder auf.

Auf die Synapsiszone folgt die Differenzierungszone, in welcher die Keimzellen sich in Oocyten und Nährzellen sondern (Fig. 38 *Kbl*, *Nz*). In der Differenzierungszone treten bei den Raupen ferner die Follikelzellen auf (Fig. 38 *Fz*). Im vorderen Theil der Eiröhre, in der Keimzone so wie in der Synapsiszone sind dieselben noch nicht nachzuweisen (Figg. 36 u. 37). Die Zellen der Keimzone erscheinen durchaus gleichförmig und die Kerne der Synapsiszone zeigen ohne Ausnahme das Knäuelstadium, so dass sich keine Follikelzellkerne zwischen denselben befinden können. Es muss dies um so mehr auffallen, als im weiter entwickelten Ovarium, bei Puppen, die Follikelzellen wahrscheinlich schon in der Keimzone, ganz sicher aber in der Synapsiszone neben den Keimzellen vorhanden sind (Figg. 39 u. 40). Man muss daher, wenn man nur ältere Stadien untersucht, zu der Annahme geführt werden, dass sowohl Keimzellen wie Follikelzellen aus dem Material der Oogonien hervorgehen. Wäre dies die thatsächliche Entstehungsweise, so müssten Untersuchungen an früheren Stadien unbedingt zu demselben Resultate führen und die Follikelzellen müssten, falls sie aus den Oogonien entstehen, sich auch hier, wie im älteren Ovarium, mindestens in der Synapsiszone nachweisen lassen. Sie treten aber gerade im hinteren Theil der Eiröhre, in der Differenzierungszone, zum ersten Mal auf (Fig. 38) und können daher

nicht aus den Oogonien hervorgegangen sein. Die Follikelzellen müssen sich also auf einen anderen Ursprung zurückführen lassen.

Wenn man nun Verhältnisse beobachtet, wie sie die in Figg. 36 bis 38 dargestellte Eiröhre zeigt, so wird man ganz unwillkürlich zu der Vermuthung geführt, dass die Follikelzellen von den Epithelzellen des Eiröhrenstiels stammen, mit denen sie in ihrem Aussehen vollkommen übereinstimmen, und in welche sie unmittelbar übergehen. Es wäre dann die Bildung der Follikelzellen so zu erklären, dass die Epithelzellen allmählich an den Wandungen der Eiröhre nach vorn rücken und bis zum vordersten Theil der Eiröhre, bis zur Keimzone vordringen, bezw. dass die sich weiter differenzirenden Keimzellen in der Eiröhre allmählich nach hinten und zwischen die Epithelzellen des Eiröhrenstiels hineinrücken.

Wir müssen demnach für Keimzellen und Follikelzellen einen gesonderten Ursprung annehmen. Die aus den Urkeimzellen hervorgehenden Oogonien liefern nur Oocyten und Nährzellen; die Follikelzellen sind auf die Epithelzellen des Eiröhrenstiels und mit diesen auf die oft erwähnten kleinen Kerne zurückzuführen, die man auf frühen Stadien hinter den Eischläuchen findet.

Keimzellen und Follikelzellen leiten sich also von zwei schon im embryonalen Ovarium deutlich unterschiedenen Zellarten her und wir gelangen somit zu demselben Resultat, zu dem die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von HEYMONS geführt haben. Nach HEYMONS gehen bei Orthopteren, Dermapteren so wie bei *Lepisma* Keimzellen und Follikelzellen aus verschiedenem Zellmaterial hervor. Ferner sind bei Orthopteren die Epithelzellen des Ausführungsganges und die Follikelzellen genetisch gleichwerthig. Der erste Punkt lässt sich nur durch Untersuchen ganz früher Entwicklungsstadien entscheiden. In dem letzteren Verhalten dagegen stimmen *Bombyx* und *Pieris* mit den *Orthopteren* überein.

Eine Reihe weiterer Untersuchungen steht jedoch zu diesen Resultaten in direktem Widerspruch. KORSCHOLT hat bei einer Reihe von Insekten (Coleopteren, Hymenopteren, Dipteren) nachgewiesen, dass bereits im vorderen Theil der Endkammer zwei Arten von Kernen zu unterscheiden sind, sowohl durch ihre Größe wie durch ihre Färbung. Die kleineren derselben liefern die Follikelzellen, die größeren Ei- und Nährzellen. Beide Zellenarten gehen aus demselben Material hervor. Auch bei Hemipteren sind nach KORSCHOLT Ei- und Follikelzellen desselben Ursprungs.

Auch PAULCKE führt bei *Apis mellifica* alle Zellelemente des Ovariums auf die indifferenten Zellen der Keimzone zurück.

GROSS dagegen nimmt an, dass bei Hemipteren die Keimzellen nur Ei- und Nährzellen liefern, während die Follikelzellen aus den Zellen des Keimlagers hervorgehen.

Mit den Beobachtungen von KORSCHOLT und PAULCKE stimmen die Verhältnisse bei *Bombyx* und *Pieris* in so fern überein, als auch hier auf vorgeschrittenen Stadien im vorderen Theil der Endkammer Keimzellen und Follikelzellen neben einander vorhanden sind. Wenn man nur ausgebildete Ovarien untersucht, muss man daher auch bei diesen Formen zu dem Resultat kommen, dass alle Zellelemente gleichen Ursprungs sind. Bei Berücksichtigung jüngerer Stadien zeigt sich indessen, dass der vordere Theil der Eiröhre nur von Keimzellen erfüllt ist und dass die Follikelzellen erst wenn die Differenzirung der Keimzellen nach hinten weiter fortschreitet, von dem Epithel des Eiröhrenstieles geliefert werden.

Allerdings haben die neuesten Untersuchungen von HEYMONS und TÖNNIGES über die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei Myriopoden mit voller Sicherheit zu dem Resultat geführt, dass sowohl Keimzellen als Follikelzellen aus demselben indifferenten Zellmaterial hervorgehen. In den jungen Genitalanlagen treten einzelne größere Zellen auf, welche HEYMONS »Genitalepithelzellen« nennt, da sie ein indifferentes Keimepithel liefern, aus welchem sowohl Genitalzellen wie Follikelepithelzellen entstehen. Wie indess schon TÖNNIGES hervorhebt, ist das Ovarium der Myriopoden bei Weitem nicht so hoch differenzirt wie das Insektenovarium. Es ist daher wahrscheinlich, dass bei den Myriopoden die Verhältnisse anders liegen als bei den Insekten.

Kehren wir nun zur Schilderung der weiteren Entwicklung der Ovarien zurück.

In der Puppe schreitet die Entwicklung der Ovarien von *Pieris* wie während der Larvenperiode nur langsam vorwärts. Bei Puppen, die im Januar geöffnet wurden, waren noch keine Ei- und Nährkammern angelegt. Die Eiröhren standen an ihrem hinteren Ende etwa auf dem Stadium, welches Fig. 42 darstellt. Erst 2—3 Wochen vor dem Ausschlüpfen der Falter findet man eine Reihe von Kammern angelegt. Die Eiröhren haben jetzt eine Länge von 6—7 mm erreicht, wachsen nun aber bald zu ihrer definitiven Größe heran. In solchen Eiröhren sind nun alle Stadien der Entwicklung von den noch undifferenzirten Keimzellen bis zu den Ei- und Nährkammern

enthalten. Auch hier unterscheidet man wieder die verschiedenen Zonen, welche deutlich von einander getrennt sind.

Keimzone. Im vordersten Theil der Eiröhre liegen noch undifferenzierte Keimzellen, die im Wesentlichen ihren ursprünglichen Charakter bewahrt haben. Ihre Kerne sind groß und hell, mit Nucleolus und Chromatinkörnern, von deutlichen Zellgrenzen umgeben (Fig. 39 *Kx*). Nicht selten findet man die Keimzellen in mitotischer Theilung begriffen. Zwischen den Keimzellen bemerkt man vielfach Kerne, welche zwar bedeutend kleiner sind als die der Keimzellen, auch keine Zellgrenzen erkennen lassen, jedoch dieselbe Färbung und Chromatinvertheilung zeigen (Fig. 39 *Fx*). Jedenfalls gehen aus diesen kleinen Kernen Follikelzellen hervor. Wir haben hier also bereits zwei verschiedene Zellarten neben einander, wie es durch die Untersuchungen von KORSCHULT auch bei anderen Insekten festgestellt wurde. Trotzdem sind die Keimzellen hier noch als indifferente Zellen aufzufassen, da die Follikelzellen nicht von demselben Zellmaterial stammen, sondern in der Eiröhre emporgerückt und bis zu dieser Stelle vorgedrungen sind. In Folge dessen müssen wir diese Strecke als Keimzone auffassen, da sie noch indifferente Keimzellen enthält, obwohl sie nicht mehr von gleichwerthigem Zellmaterial erfüllt ist.

Synapsiszone. Allmählich treten die Kerne der Keimzellen in das Knäuelstadium ein und gehen in die Synapsiszone über. Erklärlicherweise sind auch hier zwischen den Keimzellen die Follikelzellen vorhanden, welche jetzt, bei der eigenartigen Chromatinvertheilung der Keimzellkerne viel deutlicher hervortreten als in der Keimzone (Fig. 40 *Kx*, *Fx*). In den Kernen der Keimzellen beobachtet man außer dem Fadenknäuel an dem einen Kernpol gewöhnlich noch eine mehr oder weniger umfangreiche Chromatinanhäufung (Fig. 40). Dieselbe erscheint entweder homogen oder besteht aus einer Anzahl dicht zusammengedrängter Körner. WOLTERECK und PAULCKE haben bei *Cypris* und *Apis* ähnliche Beobachtungen gemacht und es scheint dies Verhalten des Chromatins für das Synapsisstadium typisch zu sein. Während des Synapsisstadiums erfahren die Kerne der Keimzellen bereits ein nicht unbeträchtliches Wachstum. Man muss daher diese Zone bereits mit zur Wachstumszone ziehen, wie es auch WOLTERECK gethan hat.

Differenzirungszone. In dieser Zone erfolgt die Sonderung der Keimzellen in Oocyten und Nährzellen. Schon gleich hinter der Synapsiszone sind Keimbläschen und Nährzellkerne zu unterscheiden.

In den Keimbläschen tritt wieder ein großer deutlicher Nucleolus auf, der spätere Keimfleck, und außerdem bleibt eine Anzahl Chromatinfäden erhalten (Fig. 41 *Kbl*). Die Nährzellen verhalten sich anders. In denselben tritt zuerst eine beschränkte Anzahl großer runder Chromatinkörner auf. Sehr bald aber findet man Gruppen von kleineren Chromatinkörnern, die sich sehr regelmäßig aus vier einzelnen Körnern zusammensetzen und daher wie Vierergruppen (Tetraden) erscheinen (Fig. 41 *Nz*). WOLTERECK beschreibt sehr eingehend den Vorgang der Tetradenbildung bei den Nährzellen im Ovarium von *Cypris*. Aus den zuerst in den Nährzellkernen auftretenden Chromatinkörnern oder Chromosomen gehen durch Theilung erst zwei, dann vier Chromatinkörner hervor (Dyaden und Tetraden). Es handelt sich bei *Pieris* und *Bombyx* jedenfalls um einen analogen Vorgang. Wahrscheinlich entstehen die Vierergruppen auch hier durch Theilung der zuerst in den Nährzellkernen auftretenden Chromosome. Während Keimbläschen und Nährzellkerne sich differenzieren, treten um dieselben wieder Zellgrenzen auf, welche während des Synapsisstadiums nicht wahrnehmbar waren. Mit der Bildung der Keimbläschen und Nährzellkerne ist die Differenzierung der Keimzellen beendet und es beginnt nun die eigentliche

Wachstumszone im engeren Sinne. Die Plasmahöfe um Oocyten und Nährzellen werden deutlicher und größer. Die Vierergruppen der Nährzellen zerfallen in eine große Anzahl kleiner Chromatinkörner, welche später den ganzen Raum des Kerns gleichmäßig erfüllen. Bei *Cypris* werden die Vierergruppen zu sternförmigen Chromatinkomplexen, was nach WOLTERECK ebenfalls als ein Vorgang des Zerfalls anzusehen ist. Bei *Pieris* bleibt in den Nährzellkernen gewöhnlich eine dichte Chromatinanhäufung erhalten (Fig. 42); später findet man häufig mehrere derartige Anhäufungen (Figg. 43, 44). Die Kerne der Nährzellen erfahren mit den Zellen selbst noch ein bedeutendes Wachstum und sind in den fertig gebildeten Kammern den Keimbläschen an Größe weit überlegen (Figg. 43, 44). Schon ehe die Zellen sich regelmäßig zu Nährkammern anordnen, werden die Begrenzungslinien ihrer Kerne unregelmäßig (Fig. 42). Es scheint demnach, dass die Nährzellen bereits sehr früh in Thätigkeit treten.

Die Keimbläschen nehmen in der Wachstumszone ebenfalls an Größe noch bedeutend zu (Figg. 42, 43). Sie liegen zuerst in der Mitte der Oocyten, nehmen aber später gewöhnlich eine seitliche Stellung ein (Figg. 44, 45), eine auch bei anderen Insekten beobachtete Erscheinung. Bei *Bombyx mori* steht das Keimbläschen sehr

häufig in unmittelbarer Berührung mit der Wand der Eikammer und ist derselben dicht angelagert.

Nachdem Oocyten und Nährzellen sich regelmäßig hinter einander angeordnet haben, beginnen zwischen den Kernen der Follikelzellen Zellgrenzen aufzutreten und es wird das Follikelepithel gebildet, welches die Oocyten fast auf der ganzen Oberfläche umschließt (Figg. 43—45). Bei *Pieris* bleibt am oberen Ende zwischen Ei- und Nährkammer nur eine verhältnismäßig kleine Öffnung, durch welche der Inhalt der Oocyte mit dem der Nährzellen in unmittelbarem Zusammenhang steht (Fig. 44). Offenbar wird durch diese Öffnung der Oocyte das von den Nährzellen gelieferte Nährmaterial zugeführt. Die Nährzellen entfalten eine energische Thätigkeit; die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen verschwinden häufig fast ganz. Die Kerne, welche eine bedeutende Größe erreicht haben, verzweigen sich stark und zeigen gewöhnlich an einzelnen Stellen eine undeutliche Begrenzung, so dass ihr Inhalt direkt in das Zellplasma übergeht. Die Veränderungen der Kerne sind wohl durch ihre Betheiligung an der secernirenden Thätigkeit der Nährzellen zu erklären.

Bei *Bombyx mori* lässt das Follikelepithel fast die ganze obere Seite der Oocyten frei. Hier besteht ebenfalls ein direkter Zusammenhang derselben mit den Nährzellen. Gewöhnlich findet man in der Mitte eine große Öffnung, doch kommt es auch vor, dass deren mehrere gebildet werden (Fig. 45). Sehr häufig beobachtet man, dass durch diese Öffnungen eine feinkörnige Substanz aus den Nährzellen in die Oocyte übertritt (Fig. 45). Die Nähzellkerne zeigen bei *Bombyx mori* ganz entsprechende Erscheinungen wie bei *Pieris*.

Auch das Follikelepithel scheint zur Ernährung der Oocyten beizutragen, wodurch auch die Lage des Keimbläschens direkt an der Wand oder in der Nähe derselben zu erklären ist. Besonders bei *Bombyx mori* treten diese Verhältnisse sehr deutlich hervor. Häufig beobachtet man an der Peripherie der Oocyte unter dem Follikel-epithel eine Schicht sehr dichter und feiner Körnchen, welche im Innern der Oocyte nicht wahrzunehmen sind (Fig. 45). Nicht selten wird von ihnen das wandständige Keimbläschen umflossen. Jedenfalls wird die feinkörnige Substanz von den Follikelzellen ausgeschieden. Ähnliche Verhältnisse wurden von KORSCHOLT bei Orthopteren (*Decticus*) sowie bei Hemipteren (*Nepa*, *Notonecta*) beobachtet. Auch GROSS schreibt den Follikelzellen bei Hemipteren eine ernährende Thätigkeit zu.

Bei *Pieris* beobachtet man in den Oocyten gewöhnlich eine

eigenthümliche helle Substanz, die in größerer oder geringerer Menge auftritt (Fig. 44). Meist steht sie mit dem Keimbläschen in unmittelbarer Berührung und sucht sich, wie es scheint, um dasselbe herumzulegen. Bei *Forficula* und *Musca* hat KORSCHULT ebenfalls häufig große Ballen einer hellen Substanz beobachtet, welche dem Keimbläschen angelagert sind und sich jedenfalls auf die Thätigkeit der Nährzellen zurückführen lassen.

Ferner findet man bei *Pieris* dem Keimbläschen oft eine dünne Schicht dunkel gefärbter Substanz angelagert. Hier handelt es sich jedenfalls um von den Nährzellen ausgeschiedenes Material, welches von dem Keimbläschen aufgenommen wird, ähnlich wie bei *Dytiscus marginalis*, wo nach KORSCHULT in der Nähe des Keimbläschens ebenfalls Ballen und Körner dunkler Substanz liegen, die auf das von den Nährzellen gelieferte Material zurückzuführen sind. Auch ist hier Ähnlichkeit vorhanden mit den Verhältnissen, die im Hoden von *Phalera bucephala* am Kern der Apicalzelle beobachtet wurden (Figg. 24, 25). Kleine schwarze Körner, welche bei *Pieris* durch das ganze Plasma der Oocyten vertheilt sind (Fig. 44), lassen sich wohl auch als von den Nährzellen gelieferte Substanz auffassen.

Zusammenfassung der Resultate.

Bei *Bombyx mori* wie bei *Pieris brassicae* tritt die Differenzirung der Zellelemente des Ovariums bereits während der Larvenperiode ein.

Die aus den Urkeimzellen hervorgehenden Oogonien liefern nur Oocyten und Nährzellen.

Aus den auf frühen Stadien hinter den Eischläuchen liegenden kleinen Kernen geht das Epithel des Eiröhrenstieles hervor.

Nachdem die Differenzirung der Keimzellen bereits eingetreten ist, werden von dem Epithel des Eiröhrenstieles aus die Follikelzellen geliefert.

Keimzellen und Follikelzellen sind daher gesonderten Ursprungs, während die Follikelzellen den Zellen des Ausführungsganges genetisch gleichwerthig sind.

Berlin, im Juni 1902.

Litteraturverzeichnis.

- A. BRANDT, Über das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig 1878.
- N. CHOLODKOWSKY, Über den Hoden der Schmetterlinge. Zool. Anz. III. Bd. 1880.
- N. CHOLODKOWSKY, Über den Hoden der Lepidopteren. Idem. VII. Bd. 1884.
- N. CHOLODKOWSKY, Zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dipteren. Idem. XV. Bd. 1892.
- N. CHOLODKOWSKY, Zur Frage über die Anfangsstadien der Spermatogenese bei den Insekten. Idem. XVII. Bd. 1894.
- N. CHOLODKOWSKY, Zur Frage über den Bau des Insektenhodens. Trav. Soc. Imp. Nat. St. Pétersbourg. T. XXX. 1900.
- N. CHOLODKOWSKY, Über den Geschlechtsapparat von Parnassius. Illustr. Zeitschrift f. Entomol. V. Bd. 1900.
- R. v. ERLANGER, Spermatogenetische Fragen. 1. Die VERNER'sche Zelle. Zool. Centralbl. III. Bd. 1896.
- FRENZEL, Zur Bedeutung der amitotischen Kernteilung. Biol. Centralbl. XI. Bd. 1891.
- J. GROSS, Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren etc. Diese Zeitschr. LXIX. Bd. 1901.
- K. HEIDER, Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus* L. I. Theil. Jena 1889.
- R. HEYMONS, Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllo-dromia (Blatta) germanica* L. Diese Zeitschr. Bd. LIII. 1892.
- R. HEYMONS, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren etc. Jena 1895.
- R. HEYMONS, Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Abh. d. k. Akad. d. Wissensch. Berlin 1896.
- R. HEYMONS, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina*. Diese Zeitschr. LXII. Bd. 1897.
- R. HEYMONS, Die Entwicklungsgeschichte der *Scolopendra*. Bibliotheca Zool. XIII. Bd. 1901.
- E. KORSCHULT, Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. Diese Zeitschr. XLIII. Bd. 1886.
- E. KORSCHULT, Über einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekten-eier. Diese Zeitschr. XLV. Bd. 1887.
- E. KORSCHULT, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Abth. Anat. III. Bd. 1889.
- E. KORSCHULT u. K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgesch. der wirbellosen Thiere. Spezieller Theil. Jena 1892.
- E. KORSCHULT u. K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgesch. der wirbellosen Thiere. Allgemeiner Theil. 1. Heft. Jena 1902.
- LÉCAILLON, Recherches sur l'oeuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Paris 1898.
- F. LEYDIG, Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Nov. Act. Acad. Leop. Carol. XXXIII. Bd. Dresden 1866.
- W. PAULCKE, Über die Differenzirung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrb. Abth. Anat. XIV. Bd. 1900.

- A. SCHNEIDER, Über die Auflösung der Eier und Spermatozoen in den Geschlechtsorganen. Zool. Anz. 1880.
- C. SPICHDART, Beitrag zur Entwicklung der männlichen Genitalien und ihrer Ausführungsgänge bei Lepidopteren. Verh. d. naturw. Vereins der Rheinlande u. Westfalens. XLIII. Bd. Bonn 1886.
- TICHOMIROW, Zur Anatomie des Insektenhodens. Zool. Anz. XXI. Bd. 1898.
- C. TÖNNIGES, Beiträge zur Spermatogenese und Oogenese bei Myriopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXI. 1902.
- TOYAMA, On the spermatogenesis of the silk worm. College of Agriculture. Bull. Vol. II. No. 3. Tokio 1894.
- TOYAMA, Preliminary note on the spermatogenesis of the silkworm. Zool. Anz. XX. Bd. 1894.
- V. LA VALETTE ST. GEORGE, Spermatologische Beiträge. V. Über die Bildung der Spermatoeysten bei Lepidopteren. Arch. f. mikr. Anat. XXX. Bd. 1887.
- V. LA VALETTE ST. GEORGE, Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner. Idem. L. Bd. 1897.
- E. VERNON, Zur Spermatogenese. Zool. Anz. XXII. Bd. 1889.
- E. VERNON, La spermatogenesi nel Bombyx mori. Padova 1889.
- E. VERNON, Zur Beurtheilung der amitotischen Kerntheilung. Biol. Centralblatt. XI. Bd. 1891.
- E. VERNON, Zur Spermatogenesis bei der Seidenraupe. Diese Zeitschr. LVIII. Bd. 1894.
- E. VERNON, Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge und der Nebendrüsen beim männlichen Geschlechtsapparat von Bombyx mori. Zool. Anz. XVIII. Bd. 1895.
- E. VERNON, Sull' ufficio della cellola gigante nei follicoli testicolari degli Insetti. Estratto dagli Att. del R. Ist. Ven. di scienze, lett. ed art. T. XVII. 1898.
- WHEELER, The embryology of Blatta germ. and Doryphora decemlineata. Journ. of Morphol. Vol. III. Boston 1889.
- WHEELER, A contribution to Insect embryology. Idem. Vol. VIII. 1899.
- H. WIELOWIEJSKY, Über den Bau der Insektenovarien. Krakau 1886.
- R. WOLTERECK, Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies. Diese Zeitschrift. LXIV. 1898.
- H. E. ZIEGLER u. O. VOM RATH, Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden. Biol. Centralbl. XI. Bd. 1891.
- H. E. ZIEGLER, Die biologische Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Thierreich. Idem. Bd. XI. 1891.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

<i>Ag</i> , Ausführungsgang;	<i>Ck</i> , Cystenkerne;
<i>Apz</i> , Apicalzelle;	<i>Epz</i> , Epithelzellen des Eiröhrenstieles;
<i>BgwH</i> , bindegewebige Hülle;	<i>Est</i> , Einstülpung der Hüllmembran;

<i>Fz</i> , Follikelepithelzellen;	<i>Nz</i> , Nährzellen;
<i>Ha</i> , äußere Schicht der bindegewebigen Hülle;	<i>Ooc</i> , Oocyten;
<i>Hi</i> , innere Schicht der bindegewebigen Hülle;	<i>Oog</i> , Oogonien;
<i>Hk</i> , Hodenkörperchen;	<i>Oog</i> ₁ , in Auflösung begriffene Oogonien;
<i>Hm</i> , Hüllmembran;	<i>oog</i> , kleinere Kerne zwischen den Oogonien;
<i>K</i> , Kern der Apicalzelle;	<i>Ps</i> , Plasmasceweife der Spermatogonien;
<i>Kbl</i> , Keimbläschen;	<i>Spe</i> , Spermatocysten;
<i>Kz</i> , Keimzellen;	<i>Spg</i> , Spermatogonien;
<i>klK</i> , kleinere Kerne in dem Raum zwischen den Genitalschläuchen und dem Ausführungsgang;	<i>Spg</i> ₁ , in Auflösung begriffene Spermatogonien;
<i>Nk</i> , Nahrungskörner;	<i>Tr</i> , durchschnittene Tracheen;
	<i>Va</i> , Vacuole.

Sämtliche Figuren wurden mit dem ZEISS'schen Zeichenprisma entworfen; die Vergrößerung wurde auf dem Zeichentisch bestimmt.

Tafel XVI.

Bombyx mori L.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch den Hoden eines Embryos, wenige Tage vor dem Ausschlüpfen. Vergr. 500.

Fig. 2. Zwei Hodenfächer einer 7 mm langen Raupe, sagittal durchschnitten. Vergr. 500.

Fig. 3. Einzelnes Hodenfach einer 7—9 mm langen Raupe. Vor der Apicalzelle bildet sich in Folge der bereits beginnenden Auflösung von Spermatogonien ein heller Raum. An mehreren Spermatogonien sind deutliche Plasmasceweife zu beobachten. Vergr. 500.

Fig. 4. Vorderes Ende eines Hodenfaches einer 12 mm langen Raupe. Eine Anzahl der in der Nähe der Apicalzelle liegenden Spermatogonien ist in Zerfall begriffen (*Spg*₁). Vergr. 400.

Fig. 5 u. 6. Vordere Hälften zweier Hodenfächer von 15—18 mm langen Raupen. Derselbe Vorgang wie in Fig. 4. Die Apicalzelle (*Apz*) hat bereits bedeutend an Größe zugenommen. Die Zerfallprodukte der aufgelösten Spermatogonien finden sich zum Theil als Nahrungskörner (*Nk*) im Plasma der Apicalzelle. Vergr. 400.

Fig. 7 u. 8. Apicalzelle zweier Hodenfächer einer ca. 18 mm langen Raupe. Von dem Kern ist nur die äußere Hälfte deutlich und scharf umgrenzt; die innere Hälfte erscheint als heller, undeutlich umgrenzter Hof. Vergr. 580.

Fig. 9. Apicalzelle aus dem Hoden einer 25 mm langen Raupe. Man unterscheidet deutlich einen inneren dichten dunkel gefärbten Plasmahof und eine äußere lockere helle Zone. Hinter der Apicalzelle hat sich in der Hüllmembran eine flache Einstülpung (*Est*) gebildet. Die Kerne der inneren Hüllenschicht (*Hi*) erscheinen degenerirt. Vergr. 400.

Fig. 10. Apicalzelle aus dem Hoden einer ca. 35 mm langen Raupe. Die Einstülpung der Hüllmembran ist bedeutend tiefer geworden. Vergr. 580.

Fig. 11. Apicalzelle aus dem Hoden einer 40 mm langen Raupe. Die Einstülpung der Hüllmembran hat ihre größte Tiefe erreicht. Die Apicalzelle ist ein beträchtliches Stück in das Innere des Hodenfaches vorgerückt. Vergr. 580.

Fig. 12. Mittlere Partie derselben Apicalzelle stärker vergrößert. Der Kern

sendet der Einstülpung der Hüllmembran drei pseudopodienartige Fortsätze entgegen. An einer Stelle ist die Kernmembran aufgelöst. Vergr. 1150.

Fig. 13. Apicalzelle aus dem Hoden einer erwachsenen Raupe. Die Verbindung mit der Hüllmembran ist gelöst, die Einstülpung der letzteren verschwunden. Die Apicalzelle ist rings von Spermatogonien umgeben. (Von der bindegewebigen Hülle ist nur die innere Schicht gezeichnet.) Vergr. 500.

Fig. 14. Kern derselben Apicalzelle und dessen Umgebung stärker vergrößert. An dem Kern hat sich eine Vertiefung gebildet, indem derselbe sich um eine in seiner Nähe liegende in Auflösung begriffene Spermatogonie herum biegt. Am entgegengesetzten Ende ist die Begrenzung des Kerns undeutlich. Vergr. 1150.

Fig. 15. Apicalzelle aus dem Hoden einer drei Tage eingesponnenen Raupe. Die Degeneration der Apicalzelle hat bereits begonnen. Der Kern hat unregelmäßige Gestalt angenommen, neben demselben liegt eine große Vacuole (*Va*). Das Plasma im Innern der Apicalzelle ist auffallend dunkel gefärbt; die äußere Begrenzung tritt stellenweise sehr scharf hervor. Vergr. 580.

Fig. 16. Apicalzelle aus dem Hoden eines frisch ausgeschlüpften Falters. Die Degeneration hat sich bereits auf die in der Nähe der Apicalzelle liegenden Spermatogonien ausgedehnt. Vergr. 500.

Fig. 17. Apicalzelle aus dem Hoden eines nach der Begattung getöteten Männchens. Weit vorgeschrittene Degeneration. Das Plasma der Apicalzelle ist gleichmäßig dicht und dunkel gefärbt, die Gestalt des Kerns unregelmäßig. Im Plasma der Apicalzelle bemerkt man eine Anzahl in Degeneration begriffener Spermatogonien. Das Plasma im Umkreis der Apicalzelle ist von Lückenräumen durchsetzt, die Spermatogonien in demselben sind bereits degeneriert. Vergr. 400.

Tafel XVII.

Bombyx mori L.

Fig. 18. Sagittalschnitt durch ein Ovarium eines wenige Tage vor dem Ausschlüpfen stehenden Embryos. Vergr. 500.

Fig. 19. Sagittalschnitt durch ein Ovarium einer 9 mm langen Raupe. Vergr. 400.

Fig. 20. Vorderes Ende einer Eiröhre einer 20 mm langen Raupe (Längsschnitt). Vergr. 400.

Fig. 21. Längsschnitt durch das vordere Ende einer Eiröhre einer ca. 35 mm langen Raupe. Vergr. 400.

Fig. 22. Längsschnitt durch das vordere Ende einer Eiröhre einer verpuppungsreifen Raupe. Vergr. 400.

Fig. 23. Längsschnitt durch das vordere Ende einer Eiröhre aus dem Ovarium einer Puppe. Vergr. 400.

Phalera bucephala (L.).

Fig. 24. Apicalzelle aus dem Hoden einer 15 mm langen Raupe. Im Plasma tritt ein Streifen ausgeschiedener Nährsubstanz deutlich hervor. Derselbe beginnt in unmittelbarer Berührung mit dem Kern; an der Berührungsstelle ist die Begrenzung des letzteren undeutlich. Vergr. 580.

Fig. 25. Apicalzelle aus dem Hoden einer 50 mm langen Raupe. Der Kern ist langgestreckt und an der inneren Seite ohne Begrenzung. Von einer daselbst befindlichen Anhäufung schwarzer Körner ziehen feinkörnige dunkle Strahlen

(Nährsubstanz) nach der Peripherie der Apicalzelle. Die äußere Schicht der bindegewebigen Hülle zeigt Degenerationserscheinungen. Vergr. 580.

Fig. 26. Vorderes Ende einer Eiröhre einer 50 mm langen Raupe (Längsschnitt). Vergr. 580.

Pieris brassicae L.

Fig. 27. Vordere Hälfte eines Hodenfaches einer 7 mm langen Raupe. Die Apicalzelle hat ihre Thätigkeit bereits begonnen. Die Hüllmembran weist eine flache Einstülpung auf. Vergr. 580.

Fig. 28. Vorderes Ende eines Hodenfaches einer 12 mm langen Raupe. Der Kern der Apicalzelle zeigt mehrere breite lappige Fortsätze; seine Begrenzung ist theilweise undeutlich. Vergr. 730.

Fig. 29. Apicalzelle aus dem Hoden einer 30 mm langen Raupe. Die Einstülpung der Hüllmembran ist verschwunden, die Apicalzelle rings von Spermatogonien umgeben. Die innere Hüllenschicht ist dicht mit schwarzen Körnern erfüllt. Vergr. 580.

Fig. 30. Apicalzelle aus dem Hoden eines ausgeschlüpften Falters. Das Plasma der Apicalzelle ist sehr dunkel gefärbt und enthält noch eine große Anzahl Nahrungskörner. Die Begrenzung des Kerns ist undeutlich. Die Spermatogonien sind noch normal. Die innere Schicht der bindegewebigen Hülle ist vollkommen degenerirt. Vergr. 580.

Vanessa io L.

Fig. 31. Vordere Hälfte eines Hodenfaches einer halberwachsenen Raupe bei schwächerer Vergrößerung. Die Apicalzelle ist rings umgeben von Spermatogonien (*Spg*); der vordere Raum des Hodenfaches ist von Spermatocysten (*Spe*) erfüllt. In der inneren Hüllenschicht treten bereits Degenerationserscheinungen auf. An den vorderen Ecken des Hodenfaches bemerkt man im Bindegewebe der Hülle einige quer durchschnitene Tracheenäste (*Tr*). Vergr. 300.

Tafel XVIII.

Bombyx mori L.

Fig. 32. Eischlauch aus dem Ovarium einer 12 mm langen Raupe. Am vorderen Ende die Apicalzelle (*Apz*); die vordere Hälfte ist erfüllt von Oogonien (*Oog*), zwischen denen man einzelne durch ihren geringen Umfang auffallende Kerne bemerkt (*oog*). Die Zellen im hinteren Abschnitt des Eischlauches (*Epx*) beginnen sich längs der Wandungen desselben neben einander anzuordnen. Vergr. 400.

Fig. 33. Eischlauch aus dem Ovarium einer 15–18 mm langen Raupe. Das vorderste Ende mit der Apicalzelle fehlt; von einer zweiten Eiröhre ist das hintere Ende angeschnitten. Alle Zellelemente haben sich bedeutend vermehrt. Vergr. 400.

Fig. 34. Eiröhre einer 20 mm langen Raupe. Das vorderste Ende ist abgeschnitten; die Oogonien im mittleren Theil der Eiröhre beginnen bereits in das Knäuelstadium einzutreten. Die den hinteren Theil erfüllenden Zellen sind an die Wandungen gerückt und ordnen sich zu einem Epithel an, so dass in der Mitte bereits ein Lumen gebildet ist. Vergr. 400.

Pieris brassicae L.

Fig. 35. Eiröhre einer 25 mm langen Raupe. Das vorderste Ende ist nicht mehr getroffen; alle Kerne im mittleren Theile der Eiröhre zeigen das

typische Knäuelstadium: Der hintere Theil ist von Epithel ausgekleidet, das Lumen in der Mitte hat sich vergrößert. Vergr. 400.

Fig. 36. Stück des vorderen Endes einer Eiröhre von einer halberwachsenen Raupe. Die Kerne der noch undifferenzierten Oogonien treten in das Knäuelstadium ein. Vergr. 400.

Fig. 37. Stück aus dem mittleren Theil derselben Eiröhre. Alle Kerne zeigen das Knäuelstadium; Zellgrenzen sind nicht zu erkennen. Vergr. 400.

Fig. 38. Hinteres Ende derselben Eiröhre. Es sind bereits Keimbläschen (*Kbl*), Nährzellen (*Nz*) und Follikelzellen (*Fz*) zu unterscheiden. Vergr. 400.

Figg. 39—44 zeigen die Verhältnisse bei zwei bis drei Wochen vor dem Auschlüpfen stehenden Puppen. Mit Ausnahme der Fig. 40 stellen die Abbildungen verschiedene Stücke derselben Eiröhre dar.

Fig. 39. Stück vom vorderen Ende einer Eiröhre, der Keimzone entsprechend. Die Eiröhre ist an dieser Stelle noch von gleichwerthigem Zellmaterial erfüllt. Vergr. 400.

Fig. 40. Nächstes Stadium der Entwicklung: Synapsiszone. Man unterscheidet Keimzellen (*Kz*) und Follikelzellen (*Fz*). Auf diesem Stadium sind keine Zellgrenzen vorhanden. Vergr. 400.

Fig. 41. Folgendes Stadium: Differenzirungszone. Keimbläschen und Nährzellkerne beginnen sich zu differenziren; gleichzeitig treten wieder Zellgrenzen auf. Vergr. 400.

Fig. 42. Die Differenzirung der Zellelemente ist beendet, doch ist eine regelmäßige Anordnung noch nicht zu erkennen. Die Nährzellen beginnen bereits in Thätigkeit zu treten. Vergr. 400.

Fig. 43. Beginn der Kammerbildung. Vergr. 400.

Fig. 44. Einzelne Kammer vom hinteren Ende der Eiröhre. Die Oocyte steht mit dem Inhalt der Nährzellen in direkter Verbindung; dieselben befinden sich in energischer Thätigkeit. Zellgrenzen sind zwischen ihnen nur an einer Stelle deutlich zu sehen. Vergr. 225.

Fig. 45. *Bombyx mori*. Ei- und Nährkammer aus dem Ovarium einer Puppe. An zwei Stellen tritt aus den Nährzellen feinkörnige Nährsubstanz in die Oocyte über. Vergr. ca. 95.

Zur Biologie und Anatomie von *Alcippe lampas* Hancock.

Von

Dr. Wilhelm Berndt,

Assistent am Zoolog. Institut der Universität Berlin.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Berlin.)

Mit Tafel XIX—XXII.

Historisches und Litteratur.

Alcippe lampas wurde im Jahre 1849 von dem englischen Forscher HANCOCK entdeckt. Dieser fand in todtten Schalen von *Fusus antiquus* und *Buccinum undatum* ein an der Innenseite der Schalenhöhlung eingebohrtes, höchst eigenartiges Thier vor, das er als zu den Cirripeden gehörig erkannte.

HANCOCK giebt eine ziemlich ausführliche Beschreibung und korrekte Figuren von der äußeren Körpergestalt des neuen Thieres, lässt aber dessen innere Anatomie fast vollkommen bei Seite.

1854 giebt DARWIN in seiner großen Monographie über die Cirripeden eine genauere Untersuchung der Gattung *Alcippe*.

Er beschreibt die äußere Körpergestalt, die Segmentirung, die Hautanhänge, die Extremitäten, den Mantel, die Kiemen und die Muskulatur; auch die wesentlichste Eigenthümlichkeit des Verdauungstractus, der Mangel eines Afters, entgeht ihm nicht. Seine Beobachtungen über die Einbohrung, die Entstehung des Diskus, den weiblichen Genitaltractus und das Nervensystem sind weniger vollständig und zum Theil auch nicht zutreffend. Wahrscheinlich standen ihm nur in Spiritus konservirte Exemplare, sicher aber keine Jugendstadien zur Verfügung. Auch fehlt selbstverständlich in dieser 1854 erschienenen Arbeit eine feinere histologische Untersuchung der einzelnen Organsysteme.

In der über Cirripeden handelnden Litteratur der nächsten 40 Jahre fand ich keine Notiz über *Alcippe lampas* auf.

Die 1894 erschienenen »Studien über Cirripeden« von AURIVILLIUS bringen Neues über die Gattung.

In einem Theil dieser Arbeit, »Vergleichungen zwischen den Gattungen *Lithoglyptes* und *Alcippe* in physiologischer und morphologischer Hinsicht«, behandelt AURIVILLIUS die physiologische und die morphologische Bedeutung der Haftscheibe, die Art der Befestigung des Thieres in seiner Höhlung, die Auskleidung und die verhältnismäßige Größe dieser Höhlung, die morphologische Bedeutung der stark chitinisirten Lippenränder als Schließdeckel (Scuta) dieser Höhlung. Ferner giebt er einige ergänzende Beobachtungen über die Mantelmuskulatur, schildert genau, wie sich das Thier in lebendem Zustande bewegt und knüpft hieran Betrachtungen über die physiologische Aufgabe der Körperanhänge. Auch macht er auf die Symbiose der *Alcippe* mit den die angebohrte Schneckenschale bewohnenden Paguren aufmerksam.

Seit dieser Zeit dürfte irgend eine ausführlichere Notiz über *Alcippe* nicht mehr erschienen sein.

Verbreitung.

HANCOCK erhielt die *Buccinum*-Schalen, in denen er das bohrende Cirriped fand, von der N.-O.-Küste Englands aus 15—20 Faden (27—36 m) Tiefe.

DARWIN giebt nicht an, woher die von ihm untersuchten Exemplare von *Alcippe* stammten; aus dem unter »habitat« Gesagten geht jedoch hervor, dass das Thier inzwischen an der S.-O.-Küste Englands, nahe dem Eddystone-Leuchthurme, von C. S. BATE gefunden worden ist.

AURIVILLIUS erhielt seine Exemplare von der Westküste Schwedens.

WELTNER (1897) giebt an, dass ihm das Vorkommen von *Alcippe* bei Sylt bekannt sei.

Die zu der nachfolgenden Untersuchung benutzten Exemplare stammten sämmtlich aus der sogenannten »Rinne« bei der Insel Helgoland. Die Rinne ist eine Senkung des Meeresbodens auf 50—64 m Tiefe; ihr Grund besteht aus *Pectinaria*-Röhren und Sand.

Aus den Crustaceen- und Cirripeden-Faunen, die in dem Zeitraum 1864—1900 erschienen sind, geht hervor, dass *Alcippe* im Mittelmeer, an der französischen, belgischen und holländischen Küste, an der grönländischen Küste, sowie überhaupt in den arktischen Meeren, ferner im Schwarzen Meere bisher nicht gefunden worden ist.

In wie weit das Fehlen der *Alcippe* in diesen Faunen darauf zurückzuführen ist, dass das Thier bei seiner versteckten Lebensweise übersehen wurde, ist nicht zu entscheiden; im Allgemeinen wird man jedoch nicht fehl gehen, zu sagen, dass das hauptsächlichste Verbreitungsgebiet unseres Thieres die Nordsee ist (N.-O., S.-O. Englands, Helgoland, Sylt, W. Schwedens).

Alcippe lampas lebt eingebohrert in den verlassenen Gehäusen großer mariner Schneckenarten, besonders von *Buccinum undatum*.

Im Ganzen enthielten etwa 30—40% aller untersuchten Schalen Exemplare von *Alcippe*, und zwar einige in sehr großer Menge. Eine nicht sehr große *Buccinum*-Schale z. B. fand sich mit über 130 Exemplaren des Raumparasiten besetzt, nicht wenige enthielten 70—100. Hierbei sind nur die größeren Exemplare von *Alcippe* (3,5—11 mm) in Betracht gezogen.

Gänzlich mit Hydroïden- und Bryozoen-Rasen auch an ihrer Innenseite überwucherte Schalen fanden sich stets ohne die typischen Bohröffnungen der *Alcippe*, eben so solche Schalen, die erst kurze Zeit von dem Mollusk frei geworden waren, und die an der Innenseite noch die glänzende Politur der Perlmutterschicht aufwiesen. Manchmal erhielt ich auch solche Schalen, deren Kalksubstanz gänzlich mit einer grau-bläulichen Substanz imprägnirt war. In diesen Schalen, die von schlickigem (thonig-schlammigem) Grunde stammen mussten, fehlte *Alcippe* ebenfalls durchgehends.

Fast sämtliche Schalen, die von *Alcippe* bewohnt waren, beherbergten auch einen *Pagurus bernhardi*. Die sehr seltenen Fälle, wo die Paguren fehlten, sind leicht dahin zu erklären, dass der Dekapode bei Beunruhigung die Schneckenschale zu verlassen pflegt.

Was endlich das Vorkommen des Raumschmarotzers in der Molluskenschale selbst anlangt, so fand sich, dass hierfür nur die letzte Windung in Betracht kommt. Die Öffnungen, die das Thier gebohrt hat, sind stets nach dem Innern der Schale hin gerichtet. Bevorzugt sind diejenigen Stellen, wo die Schneckenschale ihre größte kubische Ausdehnung besitzt, also die Columella und deren nächste Umgebung.

Äußere Körpergestalt.

Die größten Thiere, die ich auffinden konnte, maßen 11—12 mm.

Der Körper von *Alcippe* setzt sich wie derjenige aller übrigen nicht schmarotzenden Cirripeden aus zwei Haupttheilen zusammen:

dem eigentlichen Rumpf und den diesen bis auf einen schlitzförmigen Spalt umhüllenden Mantel.

Das Thier möge für die nun folgenden Besprechungen so orientirt gedacht werden, wie es in Fig. 1 angegeben ist.

Der eigentliche Körper des Thieres besteht aus Kopf und Thorax. Es sei hier gleich bemerkt, dass ein Abdomen, das bei den »normalen« oder »typischen« Cirripeden (Lepadiden und Balanen) durch zwei kleine furca-ähnliche Anhänge an der Basis des Penis (caudal appendages DARWIN) repräsentirt wird, der *Alcippe* fehlt.

Der Kopftheil ist enorm entwickelt und bildet den am meisten in die Augen springenden Theil am ganzen Körper (Fig. 1 *k*). Der vor dem Labrum gelegene Theil überragt in Form eines stumpf konischen Zapfens (»Kopfzapfen«, Fig. 1 *kx*) die Mundöffnung. Diese ist von drei Paar Mundgliedmaßen umstellt (Fig. 1 *m*). Es sind also sicher fünf Segmente im Kopfe verschmolzen. Zum Kopf haben wir ferner den ganzen dorsal von der Mundöffnung gelegenen Theil, in letzter Linie auch den Mantel, zu rechnen.

Eine deutliche Trennung von Kopftheil und Thoraxtheil existirt nicht. Etwas unterhalb der Mundöffnung steht ein Paar großer Anhänge, welche deutlich Spaltfußcharakter tragen (»Mundcirren« Fig. 1 *c*₁). Diese gehören zweifellos dem ersten Thorakalsegmente an, da sie nicht wohl als Maxillarpalpen aufgefasst werden können.

Dieses erste Thorakalsegment macht zusammen mit dem Kopf den Haupttheil des Körpers aus.

DARWIN verlegt die Mundöffnung an dieses Segment:

»The main part of the body, carrying the mouth, is formed by the great development of that segment of the thorax, which bears the first pair of cirri. . . .«

Ich möchte den ganzen Theil des Körpers, der bis zur ersten deutlichen Segmentgrenze reicht, als Kopf und erstes Thorakalsegment, die mit einander verschmolzen sind, bezeichnen.

Das zweite Thorakalsegment (Fig. 1 *II*) trägt keine Anhänge, ist aber sehr deutlich gesondert, eben so das dritte (Fig. 1 *III*).

Die Segmentirung des nun noch folgenden Theils des Körpers und dessen Verhältnis zu den noch vorhandenen drei Paar Anhängen ist am erwachsenen Exemplar schwer zu verstehen.

Bei sehr jugendlichen Entwicklungsstadien liegen die Segmentirungsverhältnisse bedeutend klarer zu Tage.

Sehr junge Thiere weisen an ihrem hinteren Körperende das in Fig. 2 gegebene Bild auf. An Gesamtpräparaten konnte deutlich

erkannt werden, dass das oberhalb des dritten Thorakalsegmentes stehende (die Mundcirren eingerechnet also zweite) Cirrenpaar (Fig. 2 c_2) an einem scharf abgegrenzten Segment steht, das sonst keine Anhänge trägt. Dieses Segment würde sonach das vierte Thorakalsegment darstellen (Fig. 2 IV). Caudalwärts von diesem Segmente stehen noch zwei Cirrenpaare (Fig. 2 c_3, c_4), die allerdings, nach Gesamtpräparaten zu urtheilen, von einem gemeinsamen Segmente zu entspringen scheinen.

Aus einer Serie jedoch von genau transversal geführten Schnitten (cf. Fig. 2) konnte mittels Rekonstruktionsmethode auch die Segmentirung des letzten Thoraxtheiles erkannt werden. Es zeigte sich, dass auch das dritte Cirrenpaar von einem deutlich gesonderten, allerdings sehr niedrigen Segmente (Fig. 2 V) entspringt und dass schließlich auch das letzte Paar Anhänge ein gemeinsames Fußstück (Fig. 2 VI), also ein eigenes Segment, besitzt.

Der Thorax besteht demnach bei jugendlichen Stadien aus sechs Segmenten; das erste ist sehr groß und mit dem Kopftheil verschmolzen, es trägt als Anhänge die Mundcirren; das zweite ist bedeutend kleiner, ringförmig und trägt keine Anhänge; das dritte gleicht vollkommen dem zweiten; das vierte ist ringförmig, bedeutend niedriger als die vorhergehenden, und trägt als Anhänge das zweite Cirrenpaar; das fünfte ist noch niedriger als das vierte und trägt das dritte Cirrenpaar; das sechste ist nur als das Fußstück des vierten Cirrenpaares zur Ausbildung gelangt. Bei Jugendstadien ist also eine große Ähnlichkeit mit den Segmentirungsverhältnissen bei den »typischen« Cirripeden vorhanden, nur tragen zwei Segmente keine Extremitäten mehr.

Es fragt sich nun, wie die an und für sich ganz abnorm erscheinenden Segmentirungsverhältnisse des Erwachsenen zu Stande kommen.

Wir finden hier, dass die drei letzten Paare von Anhängen auf der schräg abgestutzten Oberfläche des dritten Thorakalsegments zu stehen scheinen (bei III in Fig. 1). Zwischen dem zweiten und dem dritten Cirrenpaar finden wir einen größeren beziehungsweise einen kleineren Höcker (Fig. 1 h_1, h_2); der letztere ist, wie auch DARWIN bemerkt, wegen seiner Kleinheit schwer aufzufinden (less distinct . . .). Beide Höcker sind mit einem feinen Besatz von Härchen versehen und wurden später von AURIVILLIUS als Bildungen von ähnlicher Funktion aufgefasst, wie die stacheligen Kissen an den Extremitäten.

DARWIN erkannte die Höcker bereits als Segmente. Es bilden

nämlich diese kleinen Hervorragungen die letzten Reste der bei Jugendstadien erkennbaren beiden vorletzten Segmente.

Es entging DARWIN nicht, wie tief die einzelnen Segmente des Thorax in einander stecken (»at the articulations the membrane covering the body is deeply folded, so that the thorax must be highly extensible«).

An der Dorsalseite umgreifen die Segmente einander um ein besonders beträchtliches Stück, so dass man auf Transversalschnitten durch die Mitte eines Segments stets einen Theil des vorhergehenden Segments an der Dorsalkante mitschneidet (vgl. die Schnittserie in Fig. 2). Im Laufe des Wachstums nun bleibt das vierte Segment sehr niedrig, es wird von dem übergreifenden Rande des dritten Segments zunächst an der Dorsalkante, dann vollständig überwachsen. Eben so verschwindet das fünfte Segment, das schon in frühen Jugendstadien sehr geringe Ausbildung zeigte. Schließlich verschmelzen die Segmente *III*, *IV* und *V* vollständig mit einander, das gemeinsame Fußstück des vierten Cirrenpaares ist noch längere Zeit erkennbar.

Schon in frühen Stadien erheben sich die Segmente *IV* und *V* zwischen den Cirren zu kleinen höckerförmigen Bildungen (Fig. 2 h_1 , h_2); diese vergrößern sich im Laufe der Entwicklung im Verhältnis zu den im Wachsthum zurückbleibenden *IV*. und *V*. Segmenten bedeutend und stellen nach Verschwinden des *IV*. und *V*. Segments die letzten Reste dieser beiden Segmente dar (Fig. 1 h_1 , h_2).

Obgleich DARWIN das letzte Anhangspaar nicht mit zum Thorax rechnete, sondern es als caudal appendages auffasste, so zählte er doch sechs Thorakalsegmente, da er eine deutliche Kerbe (Fig. 1 x) im ersten Thorakalsegmente als Segmentgrenze auffasste. Da alle Segmente in dieser Region keine Anhänge tragen, so ist es natürlich schwer zu entscheiden, wie viele Segmente auf einen Körperabschnitt kommen; da aber die Grenzen der anhangslosen zweiten und dritten Thorakalsegmente so ungemein deutlich sind, so glaube ich besser zu thun, diese immerhin doch sehr flache Kerbe nicht als Segmentgrenze anzusehen. Überdies fehlen auch an der Kerbe die an den anderen Segmentgrenzen deutlichen Muskelinsertionen.

Jedenfalls hat der Thorax in frühen Stadien sechs deutliche Segmente.

Auch die Anhänge der drei letzten Thorakalsegmente bieten in jungen Stadien einen wesentlich anderen Anblick als bei erwachsenen Thieren.

AURIVILLIUS bemerkt bereits, dass die drei letzten Thorakalcirrenpaare sich sehr ungleich schnell entwickeln (cf. Fig. 2).

Das mittelste (vorletzte) Cirrenpaar war bei den jüngsten Stadien, die ich mir verschaffen konnte, mehr als dreimal so lang als jedes der beiden übrigen; das letzte Paar war beträchtlich kürzer als das drittletzte. Die Cirren enden — beim Erwachsenen ist dies kaum erkennbar — mit zwei deutlichen Krallen. Sie entbehren noch der kissenförmigen Anhänge und zeigen spärlichen Borstenbesatz. Sie bestehen aus vier Gliedern. Alle drei Paare sind, abgesehen von der größeren Länge des mittelsten, einander absolut gleich; da dem letzten Anhangspaar eben so gut ein Segment zukommt, wie den beiden vorhergehenden, so ist wohl nicht daran zu zweifeln, dass jenes eben so gut Cirren vorstellt wie diese. Der Name caudal appendages für das letzte Paar wäre also nicht statthaft.

Die Weiterentwicklung der Anhänge vollzieht sich nun in der Weise, dass das mittlere Cirrenpaar im Wachsthum gegen die beiden anderen Paare zurückbleibt und diese so gleiche Länge wie jenes erreichen. Sehr plötzlich (bei Exemplaren von 1,5—2,5 mm Größe) treten an den Cirren die kissenförmigen Bildungen auf, zuerst am vorletzten Paare, dann am drittletzten. Das letzte Cirrenpaar bleibt frei von diesen eigenartigen Auswüchsen.

Bisher (DARWIN, AURIVILLIUS) sind diese Gebilde als die verkümmerten, beziehungsweise umgebildeten Innenäste der beiden vorletzten Cirrenpaare angesprochen worden. Nach den oben geschilderten Befunden bei jugendlichen Stadien ist es mir sehr zweifelhaft geworden, ob diese Kissen wirklich rudimentäre Spaltfußäste sind. Da der Spaltfuß der Crustaceen einen primitiven Charakter trägt, so sollte man erwarten, dass im Laufe der Entwicklung des einzelnen Thieres in den jüngsten Stadien am ehesten der Spaltfußcharakter einer Extremität hervortreten müsste: dem ist in unserem Falle durchaus nicht so; erst ziemlich spät treten die Kissen an den Cirren auf und stellen sich so als sekundär erworbene Bildungen, keineswegs aber als rudimentär gewordene, ursprünglich vorhandene Spaltfußäste dar. Auch auf Schnitten (Fig. 4) treten die Kissen als einfache Ausstülpungen des Chitins in Erscheinung. Äußerlich erscheint es allerdings, als ob die Kissen auf der oberen Fläche des zweiten Cirrengliedes neben der auf dieses Glied noch folgenden Reihe von zwei Gliedern entspringen (Fig. 3 s_1, s_2), ein durch das Kissen gelegter Schnitt zeigt aber deutlich, dass die Ausbuchtung der Chitin-

cuticula eben so gut von der ganzen Innenfläche des cylindrischen zweiten Cirrengliedes ausgeht (Fig. 4 *i*).

Die physiologische Bedeutung dieser Anhänge wird später bei Besprechung des lebenden Thieres abgehandelt werden.

Zusammenfassung. — Der Körper von *Alcippe* besteht also aus einem stark entwickelten, seitlich komprimirten Kopftheil und einem nicht deutlich von diesem abgesetzten, sich nach hinten zu rasch verjüngenden Thoraxtheil, dessen letzte Segmente regelmäßige Cylinderform besitzen. Dieser Thoraxtheil ist nun im Bereiche seines stark entwickelten ersten Segments umgebogen, so dass die Ventralseite konkav eingekrümmt wird (bei *I* in Fig. 1). So beschreibt der Körper eine hufeisenförmige Krümmung, das letzte Ende des Thorax kommt nebst seinen Anhängen der Mundöffnung gegenüber zu liegen.

Mantel und Diskus. — Bei Besprechung des Mantels empfiehlt es sich, ebenfalls von Jugendformen auszugehen, da hier die Verhältnisse am einfachsten liegen.

Der Mantel (das Capitulum DARWIN's) entspringt als eine Hautduplikatur von der Nackengegend, d. h. vom hinteren dorsalen Theile der Kopfreion (Figg. 1, 5, 6 *U*). Er umhüllt den ganzen Körper des Thieres und hat die Gestalt einer spitz eiförmigen, seitlich stark komprimirten Kapsel (Figg. 5, 6). Die Eingangsöffnung in diese Kapsel liegt dorsalwärts vom Kopfzapfen als eine schmale, schlitzförmige Spalte, die von der Spitze des eiförmigen Mantels bis in die Ursprungsregion reicht (Figg. 5, 6 *s*). Der nach außen hin konvexe Theil des Capitulum möge in Analogie mit den normalen Cirripeden die carinale Seite des Mantels genannt werden (Fig. 5 *c*). Der freie Mantelrand besitzt zu beiden Seiten des Schlitzes stark chitinisirte und mit kräftigen Bohrdornen bewehrte Verdickungsleisten, welche wulstigen Lippen vergleichbar sind (Figg. 5, 6 *l*). Diese beiden Verdickungsleisten entsprechen nach AURIVILLIUS den Scuta der Lepididen und Balanen. Die ganze Oberfläche des Mantels ist mit den von DARWIN entdeckten sternförmigen, drei- bis vierspitzigen Bohrdornen besetzt.

In dem Maße nun, wie sich in dem Thiere die Ovarien entwickeln, wird der dorsale hintere Theil des Mantels, das stumpfe Ende der Eiform also, ausgebuchtet, und zwar geschieht diese Ausbuchtung meist in Gestalt einer flachen, scheibenförmigen Bildung, des Diskus. Die Richtung, in welcher der Diskus abgeplattet ist, steht senkrecht auf der Kompressionsrichtung des Capitulum. Man wird am Diskus also zu unterscheiden haben zwischen einer Ober-

seite, welche eine Fortsetzung der Carinalpartie des Mantels bildet, und einer dieser gegenüber liegenden Unterseite. Da der Diskus eine Ausbuchtung des ganzen Mantels ist, so setzt sich die Mantelhöhle in denselben fort.

In der unteren Hälfte des Diskus finden sich zwischen den beiden Blättern der Mantelduplikatur die Ovarien, deren Wachsthum in erster Linie Veranlassung zur Bildung des Diskus gab. Der Diskus dient fernerhin dazu, das heranwachsende Thier in seiner Höhlung zu befestigen und für dessen bohrende Bewegungen eine feste Basis abzugeben.

Die Unterseite des Diskus ist mit einer glatten Chitinscheibe ohne Bohrdornen (horny disk, DARWIN) belegt; diese bedeckt die Unterseite nicht ganz, sondern lässt eine etwas umgeschlagene Randpartie frei (Fig. 5 r).

In derjenigen Gegend des Diskus, wo die Unterseite in den Körper des Thieres übergeht (Fig. 5 U), sind die Randpartien besonders stark, wulstig hervorragend, hier pflegen sich die Zwergmännchen anzuheften (Fig. 5 Zi, p). DARWIN bezeichnet diesen Theil als »upper projection of the horny disk«; dieser Theil des Diskus ist der älteste (zuerst gebildete).

Auf der Chitinscheibe findet sich eine zierliche Zeichnung von Linien, welche alle der freien Randpartie der Scheibe parallel und in geringer Entfernung von einander verlaufen. Diese Zeichnung (Fig. 5 a) ist meist deutlich erkennbar und schimmert beim eingebohrten Thier durch das Dach der Höhlenwandung hindurch (Fig. 9 a).

Aus der Entstehungsweise des Diskus wird die Natur dieser Linien verständlich, welche den Namen Zuwachslinien verdienen. Es sei bereits ein kleiner Diskus gebildet. Die Hornscheibe dieses Diskus wird an dem Dach der Höhlung befestigt. Da das Thier nur durch periodische Häutungen zu wachsen vermag, so muss die Exuvie bei der folgenden Häutung an den Rändern der Hornscheibe sich lösen, weil ja diese an der Wand der Höhlung befestigt ist. Der unter diesem kleinen neugebildete größere Diskus wird mit seinen Randpartien seinen Vorgänger etwas überragen. Der neugebildete Diskus wird nun auf seinen Vorgänger aufgekittet.

Wenn man sich diesen Vorgang sehr häufig wiederholt denkt, so wird die Schichtung des Diskus verständlich. Die kleinsten, am meisten proximal gelegenen Lagen sind die ältesten, die auf diese aufgeschichteten größeren Lagen sind die jüngeren.

Es ist noch hinzuzufügen, dass die Form des Diskus eine sehr

wechselnde ist, je nach der Stelle der Schneckenschale, wo die Einbohrung erfolgte.

In der *Columella* z. B. findet die dorsale Ausstülpung des Mantels nicht genügend Raum vor, um sich zu einer flachen etwa kreisförmigen Scheibe auszudehnen, hier nimmt der Diskus oft cylinderrörmige, dann wieder lappenförmig ausgebuchtete, kurz sehr unregelmäßige Formen an, was theils auch dadurch zu erklären ist, dass das Thier, während es seinen Diskus vergrößert, in die verlassene Höhlung eines anderen Thieres einbricht (DARWIN).

DARWIN giebt eine Zeichnung von einem auf diese Weise verkrüppelten (distorted) Thiere; es finden sich solche Exemplare fast häufiger als völlig normale mit kreisförmiger Haftscheibe.

Wir haben gesehen, dass der Diskus sich als eine Ausstülpung der carinalen (dorsalen) Mantelpartie bildete, und nicht etwa durch ein Auswachsen des Kopftheiles in die Länge, wie der Pedunculus der Lepadiden. Würden bei *Alcippe* die Larvenantennen erhalten bleiben (ich vermochte sie trotz sorgfältiger Untersuchung niemals aufzufinden), so würden sie nicht an der distalen Rundung des Diskus, die DARWIN als *lowest point of the peduncle* bezeichnet, oder etwa im Centrum des Diskus sitzen, sondern in der Nähe des untersten Lippenwinkels, wo der Mantel vom Kopftheil entspringt. Niemals setzt sich in den Stiel der Lepadiden hinein der Mantelhohlraum fort; es erscheint auch aus diesem Grunde nicht angängig, den Diskus von *Alcippe* mit dem Lepadidenstiel morphologisch gleichzusetzen (AURIVILLIUS!).

Wollte man das Thier mit den sessilen Cirripeden vergleichen, so scheint es gerathen, wie DARWIN vorschlägt, den Diskus um 90° zu drehen. Wir würden dadurch eine Basis erhalten, die etwa der Basis eines Balanen entspräche, an welcher in der carinalen Partie eine enorme Aussackung zur Aufnahme der Ovarien angebracht wäre.

Verhältnis des Thieres zur Gasteropodenschale.

Die jüngsten Stadien der weiblichen *Alcippe*, welche ich mir verschaffen konnte, hatten die in Fig. 6 gegebene Gestalt. Da dieselben die Größe der Puppe nur um ein Geringes übertrafen, so darf man annehmen, dass sie ihre Metamorphose erst soeben vollendet hatten. Es möge nochmals hervorgehoben werden, dass ihnen jede Andeutung des Diskus noch fehlte. Diese jungen Thiere waren aber bereits in die Schneckenschale eingesenkt.

Es entsteht die Frage, wie die Thiere in die Schale hineingelangt seien.

DARWIN, dem nach seiner eigenen Aussage sehr junge Stadien nicht zur Verfügung standen (I have not seen a young female in this early age), erklärt die ersten Anfänge der Einbohrung auf mechanischem Wege und glaubt, dass ein zwischen den Antennen der angehefteten *Cypris*-Puppe hervorwachsender Zapfen, die erste Anlage des Diskus, sich zuerst in die Kalkschale einsenke.

Durch die gegebene Thatsache, dass den jüngsten, schon eingepohrten Thieren der Diskus noch fehlt, wird die DARWIN'sche Erklärung ohne Weiteres hinfällig. Man versteht nicht, wie sich ein Thier von der Körpergestalt der jüngsten *Alcippe*-Formen (Fig. 6) nur vermöge seiner Muskelthätigkeit in eine harte Kalkmasse einsenken könnte.

Wegen der außerordentlichen Kleinheit der jüngsten Stadien (0,6 mm) gelang es mir nur in einzelnen (acht bis zehn) Fällen, dieselben in ihrer natürlichen Einbohrungsöffnung an der Innenseite der mit Bryozoen besetzten, fleckigen und unebenen *Buccinum*-Schale aufzufinden; doch glaube ich mich wegen der höchst überraschenden Befunde, die ich in diesen Fällen machen konnte, zur Aufstellung einer neuen Erklärung für die ersten Anfänge der Einsenkung berechtigt.

Bevor wir in unserer Betrachtung fortschreiten, mögen hier einige Worte über den feineren Bau der *Buccinum*-Schale gesagt sein, die einer der neuesten Untersuchungen über die Molluskenschalen (BIEDERMANN, Untersuchungen über den Bau der Molluskenschalen, Jenaische Zeitschrift für Naturw. 36, 1901) entnommen sind:

»Auf Grund der mitgetheilten Beobachtungen darf es wohl als erwiesen gelten, dass in einer sehr großen Anzahl von Fällen — ob allgemein verbreitet, muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben — den Gehäusen der Gasteropoden eine blätterige oder lamelläre Struktur zukommt, derart, dass die Schale in ihrer ganzen Dicke aus mehreren über einander liegenden Systemen dünner Kalkplättchen besteht, welche wie die Blätter eines Buches parallel neben einander liegen und in allen Schichten auf der schmalen Kante stehen, so dass ihre Ebene immer senkrecht zur Ebene der Schale gerichtet ist. Die langen Achsen der Plättchen bilden in benachbarten Schichten stets mit einander einen rechten Winkel. Niemals fällt die Ebene der Plättchen mit der Schalenfläche zusammen. Jedes einzelne Plättchen besteht wiederum aus einer außerordentlich großen Anzahl

feinster Kalkfasern, deren Richtungen sich in je zwei unmittelbar benachbarten Elementen rechtwinklig kreuzen.«

An der Innenseite der *Buccinum*-Schale sieht man meist schon ohne Weiteres, stets aber nach Entfernung der alleräußersten, mit Schmutzpartikelchen inkrustirten Schicht, ein System von hellen und dunkleren Bändern verlaufen (Fig. 8); es ergibt sich, dass in den Kalkplättchen, deren Kanten sich als helle Bänder darstellen, die Kalkfasern parallel zur Schalenoberfläche verlaufen, dass die feinsten Fäserchen in den dunklen Bändern senkrecht auf der Schalenfläche stehen.

Die jungen Thiere nun, die ich frisch eingesenkt in der *Buccinum*-Schale fand, zeigten sich, besonders im carinalen Theile ihres Mantels, von einer gelblichen, vollkommen homogenen Masse umgeben, ja in allerjüngsten Stadien sogar vollkommen in diese eingesenkt, so dass der Körper des Thieres nicht in der Einbohrungsöffnung gesehen werden konnte (Fig. 8 A).

Diese gelbliche Masse war in diejenigen Kalkplättchen, deren Fasern senkrecht auf dem Körper des Thieres standen, weiter vorgedrungen als in die anderen Kalkplättchen, und zwar konnte nach der Art und Weise, wie dieses Vordringen geschehen war, nicht daran gezweifelt werden, dass die den Körper des Thieres umhüllende Masse zwischen die Kalkfäserchen hineingesickert war, und dass eine chemische Einwirkung der dem Körper der *Alcippe* anhaftenden Substanz auf die Kalkschale stattgefunden hatte (cf. Fig. 8 A, B).

Ich zweifle nach meinen Befunden nicht daran, dass die junge *Alcippe* ihre erste Einsenkung durch Vermittlung eines Sekretes bewerkstelligt, das den Körper des Thieres erstens an die Kalkschale befestigt, und das zweitens vermöge seiner chemischen Eigenschaften fähig ist, die Kalksubstanz zu zerstören und so eine fortschreitende Einsenkung des jungen Thieres zu bewerkstelligen.

Der Schluss, dass dieses Sekret der bei den Cirripeden so allgemein angetroffene Cement ist, liegt nahe; auch vermochte ich bei späterer anatomischer Untersuchung keine anderen für diesen Fall in Betracht kommenden drüsigen Bildungen aufzufinden, als eine ziemlich rudimentäre Cementdrüse. Immerhin bleibt die Massenhaftigkeit des Sekretes und seine Vertheilung am Körper ein Punkt, über den es mir nicht gelang, völlige Klarheit zu bekommen.

Leicht verständlich ist nach dem oben Ausgeführten die weitere Einbohrung der *Alcippe* (Fig. 9). Nachdem das junge Thier mit der

Carinalseite nach unten in die Schale eingesenkt ist, vollzieht sich von der ersten Öffnung aus das Wachsthum in zwei in der Hauptachse des Thieres liegenden, entgegengesetzten Richtungen. Die hornigen, mit starken Chitindornen bewehrten Lippenränder bohren in die Schale eine birnförmige offene Spalte, die von DARWIN beschriebene, sogenannte Einbohrungsöffnung, welche freien Zugang in das Innere des Mantelhohlraumes gewährt (Fig. 9 s). Andererseits wird von der ersten Öffnung aus der sich mittlerweile ausbildende Diskus dicht unter der Oberfläche der Schale hin vorgeschoben. In dem Maße, wie der Diskus seine Peripherie erweitert, gewinnt die reichliche Mantelmuskulatur eine feste Basis für die bohrenden Bewegungen und so wird das Thier befähigt, seine Höhlung nach jeder Richtung hin zu erweitern. Der durch die Bohrungen entstehende Detritus aus Kalk und Chitinsubstanz wird zur Auskleidung der Höhlung benutzt und bildet im proximalen Theil der offenen Spalte zwei Verdickungsleisten (Fig. 9 d) an den Rändern, welche von DARWIN bereits beschrieben sind.

Zu erwähnen ist noch eine eigenartige fächerartige Zeichnung in dem über dem Diskus liegenden Kalkblatte, dem sogenannten Dache der Höhlung (Fig. 9 D), (fan-shaped spot, DARWIN). Vom proximalen Theile dieses »Daches« gehen nach dessen Peripherie hin fächerförmig ausstrahlende Linien aus, die sich als Grübchen-Reihen und Schrammen in der Kalksubstanz herausstellen. Ich möchte mich AURIVILLIUS' Meinung anschließen, dass nämlich diese regelmäßig angeordneten Bildungen nicht etwa von einem bohrenden Anneliden (DARWIN), sondern von der *Alcippe* selbst herrühren, und dass sie von den starken Bohrdornen an der umgeschlagenen Randpartie des Diskus veranlasst sind (Fig. 5 r). Jedenfalls gelang es niemals, Spuren eines Wurmes im Dache der Höhlung aufzufinden.

Die Krümmung endlich, die das eine Ende der Eingangsöffnung so häufig aufweist (Fig. 9 k), kann man vielleicht damit erklären, dass das zufällig ungünstig angeheftete Thier sich bei fortschreitender Einbohrung mit seinem Capitulum in senkrechter Richtung zu den Kalkplättchen einzustellen trachtet.

Nach dem oben beschriebenen Verlauf der feinsten Fäserchen in den einzelnen Kalkplättchen leuchtet es ein, dass in senkrechter Richtung auf die Kalkplatten das Thier leichter vorzudringen vermag, als in derjenigen Richtung, die den Längsfasern in dem einen System von Platten parallel ist.

Beobachtungen am lebenden Thiere.

Das Capitulum und der Diskus des lebenden Thieres sind meist rosa bis fleischfarbig. Durch das häutig muskulöse Capitulum schimmern die Cirren hindurch. Diese waren bei sehr vielen Exemplaren von dunklerer, schwärzlich-violetter Färbung. Durch den Körper des Thieres konnte man den Inhalt des Magendarmes als dunkle, grünliche Masse hindurchschimmern sehen. Die Ovarien sind intensiv orangeroth (bezw. die darin enthaltenen jungen Eier und Eibildungszellen), sie schimmern unter dem fächerförmigen Fleck (fan-shaped spot) durch das Dach der Höhlung hindurch (cf. Fig. 9 D).

Seltener waren Exemplare von grünlicher, weißer oder intensiv gelber Farbe; im Ganzen ist die Färbung des lebenden Thieres wenig konstant. Junge, noch unentwickelte Exemplare sind weißlich.

Um die Bewegungen des Thieres zu studiren, war es nothwendig, dasselbe aus der Schneckenschale, in welcher es eingebohrt sitzt, zu isoliren. Da dieses nicht ohne gewaltsame Zertrümmerung der Gehäuse geschehen konnte, so gingen durch Zerreißen des an die Kalksubstanz festgehefteten Diskus meist alle Thiere in kurzer Zeit zu Grunde. Durch Zufall war jedoch in einigen Fällen die Kalkschale gerade so zerbrochen, dass aus der Bruchfläche die Capitula der *Alcippe* hervorsahen, während deren Diskus noch unverletzt in seiner Höhlung saß. Es ist anzunehmen, dass diese Thiere noch ziemlich normale Bewegungen auszuführen vermochten.

Zunächst bemerkte ich in kurzen Zeitabständen eine am Capitulum von der Spitze bis zum Diskus hinablaufende Kontraktionswelle; durch diese Bewegungen dürften beim normal in der Schale sitzenden Thiere die auf der Außenfläche des Mantels stehenden Bohrdornen mit der Höhlenwandung in Kontakt gesetzt werden. Streng rhythmisch waren die Kontraktionen des Mantels nicht; eben so wenig wie diejenigen der Oberseite des Diskus; es muss jedoch dahingestellt bleiben, in wie fern die Reizung durch Freilegung normalerweise bedeckter Körpertheile auf die Bewegungen verändernd eingewirkt haben.

Fernerhin führten diejenigen Exemplare, deren Capitula frei aus dem Schalenbruch hervorsahen, mit dem ganzen freien Ende ihres Körpers tastende Bewegungen aus; manchmal erinnerten diese an die Krümmungen eines Wurmes. Im Allgemeinen waren alle diese Bewegungsformen langsam und schleppend.

Im Gegensatze hierzu zeigte der eigentliche Körper der *Alcippe*

sehr energische Bewegungen, die sich in rhythmischer Weise innerhalb eines Zeitraumes von $1\frac{1}{2}$ Sekunden (für ein mittelgroßes Exemplar) etwa folgendermaßen abspielten (hierzu Figg. 1 u. 5):

Der hintere Thoraxtheil, der die drei Cirrenpaare trägt, gleitet an der carinalen Innenseite der Mantelhöhlung hinab, bis die Enden der Cirren etwa um $\frac{1}{3}$ der Gesamtlänge des Capitulum von der Spitze desselben entfernt stehen. Bevor die Cirren ihren tiefsten Stand erreicht haben, macht der Kopftheil eine kurze schlagende Bewegung in derselben Richtung, so dass sich die Spaltäste der Mundcirren und die übrigen Cirren berühren. (AURIVILLIUS: die Mundcirren schlagen die Cirren »wie mit Hämmern« an.) Hierauf kehrt der Kopftheil schnell in seine normale Lage (Fig. 1) zurück, während der Cirrentheil dieselbe etwas später erreicht.

Die Spitzen der Cirren werden nicht aus der Lippenöffnung des Capitulum hervorgestreckt.

Dieser Vorgang wiederholt sich in völlig taktmäßiger Weise längere Zeit hindurch; manchmal (wie oft, war nicht festzustellen) tritt eine längere Ruhepause von 1—2 Sekunden ein, während welcher die Cirren ihre normale Lage einnehmen. Wurde das Thier in ungünstige Lebensbedingungen gebracht, oder war es verletzt, so waren seine Bewegungen zuvörderst sehr heftig und unregelmäßig; dann wurden sie langsamer und schleppend; der Tod trat meist in der Ruhestellung des Körpers ein.

Bei kleinen Thieren waren die Bewegungen verhältnismäßig schneller.

Ohne Zweifel dienen diese Bewegungen in erster Linie dazu, einen Wasserstrom in die Mantelhöhle einzuleiten und dadurch die Athmung zu ermöglichen. Da die Cirren nicht aus der Lippenspalte hervorgestreckt werden, so muss dieser in die Mantelhöhle eingeleitete Wasserstrudel auch der Träger der Nahrung der *Aleippe* sein, welche somit nur aus allerfeinsten, im Wasser suspendirten Partikelchen bestehen kann. Der Bau der Körperanhänge giebt darüber Aufschluss, wie diese Nahrungspartikelchen nun weiter der Mundöffnung zugeführt werden können. Eine gewisse Menge der mit dem Wasser eindringenden Theilchen wird von den in nächster Nähe der Spalte stehenden Mundcirren aufgenommen. Diese Mundcirren, die an ihren Spaltästen einen dichten pelzartigen Besatz von Härchen und Borsten zeigen (Fig. 1 c_1), sind stets mit Detritus reichlich beladen (von Unrath strotzend, AURIVILLIUS). Wenn die Mundcirren nun die oben beschriebene schlagende Bewegung nach vorn hin ausführen, so

kommen sie mit ihren Spaltästen mit den kissenförmigen Auswüchsen der Thorakalcirren in Berührung, und sie streifen so die an ihnen klebenden Nahrungspartikel an die stacheligen Polster derselben (Fig. 3) ab. Die Kissen nun stehen, wenn die Cirren wieder nach oben zurückgeglitten sind, genau vor der Mundöffnung, meist noch näher als in Fig. 1. — Ich hatte an Transversalschnitten von konservirtem Material späterhin Gelegenheit, mich hiervon nochmals zu überzeugen.

So kommen die an den Kissen hängenden Nahrungstheile in die nächste Nähe der Mundwerkzeuge und können von diesen erfasst werden.

AURIVILLIUS will die Kissenbildung durch die bohrende Lebensweise des in Rede stehenden Thieres erklären. Es ist allerdings anzunehmen, dass die taktmäßigen Bewegungen des Körpers den Mantel gegen die Höhlenwandung pressen helfen, und es wird sicherlich diese Berührung dadurch verstärkt, dass die Mundcirren gegen die Thorakalcirren angeschlagen werden. Dass aber die Mundcirren sich mit ihren Spaltästen gegen die Kissen gestemmt hätten, habe ich nicht bemerkt; auch nicht, dass die Kontraktionen des Mantels im Zusammenhang mit den Bewegungen des Rumpfes (AURIVILLIUS) gestanden hätten.

Man würde somit die Kissen wohl als Hilfsorgane bei der Nahrungsaufnahme deuten müssen. Dass sie zum Zerreiben der Nahrung dienen (DARWIN), möchte ich bezweifeln, eben so, dass sie zum Einfangen der Beute (catch the prey, HANCOCK) Verwendung finden.

Es war im Allgemeinen nicht schwierig, *Alcipe* längere Zeit in Aquarien lebend zu erhalten. Bedingung hierfür war natürlich, dass das Thier unverletzt in der Schneckenschale belassen wurde und dass für Durchlüftung gesorgt war. Es gelang, das Thier selbst unter solchen Bedingungen etwa eine Woche lang lebend zu erhalten, unter denen die auf derselben *Buccinum*-Schale sitzenden Balanen schon in ein bis zwei Tagen zu Grunde gingen.

Große Exemplare, in deren Eilamellen schon Nauplien zur Entwicklung gelangten, zeigten bedeutend geringere Lebensfähigkeit als junge Stadien.

Die Nauplien, die ich öfters in großer Menge aus den Capitula der Weibchen hervorgeschleudert werden sah, konnte ich volle drei Wochen lang am Leben erhalten. Leider konnte ich während dieser Zeit an einem gleichaltrigen Satz Nauplien keine Metamorphosen beobachten, obgleich einige Häutungen stattfanden. Es ist dieser

Befund um so verwunderlicher, als bei anderen Cirripeden die Umwandlung in das Cyprisstadium schon nach 6—8 Tagen einzutreten pflegt.

Befunde am Nauplius, am angehefteten Cyprisstadium und über die Entwicklung der Eier sollen uns in dieser Arbeit nicht beschäftigen.

Verdauungsapparat.

Der Verdauungsapparat von *Alcippe* bietet Eigenthümlichkeiten dar, welche, wenn wir von parasitären Formen absehen, dem Thier eine Ausnahmestellung innerhalb der Klasse der Cirripeden und überhaupt des ganzen Typus der Crustaceen sichern.

Auf den wesentlichsten Punkt hat, wie schon erwähnt, DARWIN zuerst aufmerksam gemacht; es ist dies der Mangel eines Afters. Den nächsten Verwandten der *Alcippe*, *Kochlorine hamata* Noll. und *Cryptophialus minutus* Darw. fehlt der After nicht; nur bei den Zwerg- und Komplementärmännchen der Cirripeden ist das Fehlen des Afters bemerkt worden. Es kann hier jedoch dieser Umstand nicht so sehr auffallen, da diese außerordentlich reducirten und wohl nur als Geschlechtsthiere aufzufassenden Formen eine sehr kurze Lebensdauer besitzen und kaum wachsen. Anders bei der weiblichen *Alcippe*, welche nach dem Auschlüpfen aus der Cyprispupe immerhin um das 16—17fache ihrer anfänglichen Körpergröße zunimmt und mithin eine bedeutende Stoffaufnahme bewerkstelligen muss.

Es ist ausgeführt worden, wie *Alcippe* feine, im Meerwasser suspendirte Partikelchen ihrer Mundöffnung zuführen kann. Es fragt sich, welcher Art dieselben sind. DARWIN glaubt merkwürdigerweise den Magen stets leer gefunden zu haben; ein Umstand, der wohl dadurch zu erklären ist, dass ihm nur Spiritusmaterial und ferner nicht die technischen Hilfsmittel unserer Tage zur Verfügung standen. Bei lebenden Exemplaren fand sich der vielverzweigte Magendarm stets mit bräunlich-grünen Detritusmassen angefüllt; auch bei konservirtem Material wurde nie eine mehr oder minder große Nahrungsmenge im Darm vermisst. Die mikroskopische Untersuchung des Magendarminhaltes ergab stets das Resultat, dass derselbe aus vollkommen gleichmäßigen, ganz außerordentlich feinkörnigen Massen bestand, welche in Farbstoffen sehr stark färbbar waren. Niemals fand sich im Magendarm irgend ein organisirtes Gebilde, etwa ein Crustaceenpanzer oder Reste pelagischer Organismen. Man würde auch nicht verstehen, wie diese Wesen in die von dem *Pagurus*-Schwanz dicht abgeschlossenen Mündungen der *Alcippe*-Höhlungen

hineingerathen sollten. Man wird daher die Nahrungsquelle unseres Thieres in einer anderen Richtung zu suchen haben. AURIVILLIUS hat dem Zusammenleben von *Alcippe* und *Pagurus* den Namen einer Symbiose gegeben; ob das Verhältniss den Namen wirklich verdient, ist fraglich, da dem *Pagurus* aus demselben wohl keine Vortheile erwachsen dürften. Für *Alcippe* ist dies jedoch sicherlich der Fall. Ich möchte die Ansicht vertreten, dass die Nahrung der *Alcippe* im Wesentlichen aus Stoffen besteht, die entweder bei der Nahrungsaufnahme oder bei der Defäkation der Paguren im Wasser fein vertheilt werden. Bei der Nahrungsaufnahme der Paguren, d. h. dem Zerreißen und Zerschneiden faulender Fische und anderer thierischer Substanzen, muss eine große Menge feinsten organischer Partikelchen im Wasser vertheilt werden, was der *Alcippe* zum Nutzen gereichen muss. In wie weit die Fäces des *Pagurus* an der Ernährung der *Alcippe* betheiligt sind, muss dahingestellt bleiben; jedenfalls würden sie eine gewissermaßen schon vorbereitete Nahrung darstellen, welche sehr gut für den höchst eigenartig umgebildeten Verdauungstractus unseres Thieres passen würde.

Mundwerkzeuge. — Die Mundwerkzeuge zeigen im Wesentlichen noch denselben Bau wie diejenigen der Lepadiden und Balanen (Fig. 1 *m*). Wir finden ein Paar Mandibeln, ein Paar Maxillen und eine Unterlippe, die aus den verschmolzenen zweiten Maxillen besteht. Die Mandibeln sind verhältnismäßig schwach und stehen als zwei dünne, an ihren Enden ein wenig keulenförmig verdickte Spangen vor der Mundöffnung. Sie zeigen auf der Kaufläche je einen winzigen Zahn; die Maxillen sind kräftiger entwickelt, sie sind im Übrigen den Mandibeln gleich gestaltet und besitzen auf der Kaufläche zwei Zähne und bisweilen Andeutungen eines dritten; die Unterlippe ist im basalen Theil einfach, wulstig aufgetrieben, und gabelt sich nach oben hin in zwei ungegliederte Aufsätze, die jedoch wohl als die Palpen der verschmolzenen zweiten Maxillen aufzufassen sind. Die zwischen den Mandibeln und Maxillen liegenden membranösen Auftreibungen fand ich nicht so stark entwickelt, wie dies von DARWIN in seiner Abbildung des Mundes von *Alcippe* angegeben ist.

Noch möchte ich einer merkwürdigen Bildung erwähnen, die sich auch bei normalen Cirripeden findet und die späterhin von HOECK für ein Segmentalorgan derselben gehalten wurde. Es ist dies der Maxillenstiel (Fig. 1 *t*). DARWIN sagt hierüber: »The maxillae . . . the apodeme is of remarkable length, extending beneath the

basal fold of the mouth.« Es findet sich von der Außenseite der basalen Ursprungsfläche der Maxillen ausgehend ein chitinöser Stab von bedeutender Länge und Festigkeit. Auf dem Querschnitt zeigt er sehr starke Chitinwandungen und ein enges, ovales und etwas gelapptes Lumen. Er erstreckt sich innerhalb der den Schlund umgebenden Bindegewebs- und Muskelmassen eine Strecke weit ins Innere des Körpers und endigt nicht frei, sondern setzt sich mit seinem unteren Ende an einen Vorsprung derjenigen Bildungen an, deren Beschaffenheit die folgende ist: Etwas unterhalb der Mundöffnung bildet das Chitin der Körperwandungen zu beiden Seiten des Kopfbapfens nach innen hin je eine verdickte Leiste. Diese besitzt jederseits zwei Vorsprünge; der eine liegt der Mundöffnung mehr genähert als der andere; ersterer ragt weiter in das Innere des Körpers vor als der letztere. DARWIN: »the lower margin of the labrum is produced into two projections, the longer one curling round to a point beneath the jaws, with its extremity imbedded as an apodeme«. Mit diesem weiter ins Innere des Körpers vorspringenden Fortsatz setzt sich der Maxillenstiel in Verbindung (Fig. 1 t). Dieser ganze Apparat stellt wahrscheinlich eine Art Hebelmechanismus für die am Kieferstiel inserirenden zahlreichen Muskeln dar, wodurch eine kräftige Kaufunktion der Maxillen ermöglicht wird.

Es scheint, als ob DARWIN dieser Umstand entgangen wäre; wenigstens giebt er die Verbindung des Maxillenstiels mit den seitlichen Vorsprüngen weder im Text noch in seiner Abbildung an.

Ösophagus. — Durch die Mundöffnung (Fig. 10 o) gelangen wir in einen kurzen, sehr weiten Abschnitt, den Pharynx, welcher sich weiterhin in den Ösophagus fortsetzt. Dieser (Fig. 10 oe) verläuft zunächst eine Strecke in ventro-dorsaler Richtung bis zu der der Mundöffnung dorsal gegenüberliegenden Wandung des Kopfbapfens, biegt dann ziemlich rechtwinklig nach unten und verläuft nahe der dorsalen Körperwandung bis etwa in die Gegend des untersten Lippenwinkels, wo er in den Magendarm übergeht. Ein ähnlicher Verlauf des Ösophagus ist von NOLL für *Kochlorine* beschrieben worden. Das Lumen des Ösophagus zeigt auf Querschnitten sehr verschiedene Bilder. Zunächst kann man zwei von einander wesentlich verschiedene Theile unterscheiden; einen vorderen oberen, der etwa bis zu der rechtwinkligen Biegung reicht und der auf dem Querschnitt das Bild eines Rechtecks mit vier lappenförmigen Ausbuchtungen seiner Ecken zeigt (Fig. 11); dann den nahe der dorsalen Körperwandung hinziehenden Theil, dessen Querschnitt einen lappig ausstrahlenden

Stern bildet (Fig. 12). Eine eigentlich glockenförmige Ausbuchtung des Ösophagus vor seinem Übergang in den Magen (DARWIN) konnte ich nicht konstatiren; das Lumen des Ösophagus erweitert sich in seinem letzten Fünftel etwa und zwar in der Weise, dass der sonst im Ganzen regelmäßig kreisförmige Querschnitt alsdann die Gestalt einer größeren Ellipse annimmt, deren kleine Achse in dorso-ventraler Richtung liegt (Fig. 12).

Der ganze Ösophagus ist bis zu seinem Übergang in den Magendarm als eine Einstülpung der Körperwandung aufzufassen; seine Wandungen zeigen dieselbe histologische Struktur wie diese. Wir finden eine Schicht von kubischen oder etwas abgeplatteten Hypodermiszellen, die an ihrer distalen Seite eine mäßig starke Chitintcuticula besitzen (Figg. 11, 12). Die Chitinauskleidung des ersten Abschnittes des Ösophagus ist stärker als die des zweiten, wenngleich verhältnismäßig nirgends so stark, wie dies für die Lepadiden angegeben wird. Im zweiten Abschnitt des Ösophagus ist das Epithel in der Längsrichtung eingefaltet. Die so zu Stande kommenden Längsrippen an der Innenwandung des Ösophagus liefern auf dem Querschnitt das oben besprochene Bild eines lappigen Sternes. Es erhält dieser letzte Theil des Ösophagus durch diese Bildungen einige Ähnlichkeit mit dem ersten Drittel des Lepadidenmagens, für welches ebenfalls eine zarte Chitinauskleidung beschrieben wird. Zu erwähnen ist übrigens noch, dass die Hypodermiszellen im letzten Theil des Ösophagus bedeutend höher werden und schon mehr den Charakter eines Cylinderepithels annehmen (Fig. 10 *a*).

Muskeln des Ösophagus. — Drei verschiedenartige Gruppen quergestreifter Muskeln umgeben den Ösophagus und dienen zur Bewerkstellung der Schluckbewegung. Zunächst ist der Ösophagus in seinem ersten Abschnitt von einer Reihe sehr starker cirkulärer Muskelbündel umgeben (Figg. 10, 11 *mc*), welche gegen das Ende des Ösophagus hin spärlicher und schwächer werden. Dann besitzt der ganze Ösophagus eine Bekleidung von zarten, aber doch deutlich quergestreiften Längsmuskeln, welche mit der bindegewebigen Tunica propria sehr eng verwebt sind (Fig. 10 *ml*). Ferner setzt sich an den Ösophagus einerseits und an die chitinösen Körperwandungen andererseits ein System von radiär zum Ösophagus gestellten Muskelbündeln (Fig. 10 *mr*) an; besonders stark erscheinen diejenigen, welche sich an den Ecken des oben beschriebenen rechtwinkligen Querschnitts anheften. Merkwürdig ist die Art der Anheftung dieser Bündel an den Ösophagus: sie erscheinen vor ihrem Ende in ein Büschel von

Muskelfibrillen aufgespalten (Figg. 10, 11), und sie setzen sich so mit breiter Basis an den Ösophagus an. Die aufgefaserte Basis ist nicht mehr deutlich quergestreift. — Die Funktion all dieser Muskeln wird so zu verstehen sein, dass die cirkulären Muskelbündel durch ihre in der Richtung von der Mundöffnung zum Magen fortschreitenden Kontraktionen einen Bissen im Ösophagus abwärts zu schieben vermögen, während die radiären Muskeln dazu dienen, den Ösophagus wiederum zu erweitern. Die Längsmuskulatur unterstützt die Wirkungen der radiären Muskulatur.

Magendarm. — Auf den Ösophagus folgt ein Hohlraumsystem, das im Folgenden als Magendarm bezeichnet werden möge. DARWIN sagt zusammenfassend über diesen letzten Abschnitt des Verdauungstractus:

»The stomach, in *Alcippe*, is much corrugated so as to be deeply pitted; but there are no regular caeca. The enveloping hepatic layer is thick, brownish, pulpy and formed of pellets of cellular matter, not distinctly arranged in lines as general; there is the usual delicate muscular layer. The stomach was in every case empty and I did not notice the separated epithelial coat, so generally found in other Cirripedes.«

Wir gelangen nach Verlassen des Ösophagus in einen großen Hohlraum, der etwa in der Medianebene des Thieres liegt und der bei den einzelnen Exemplaren von so verschiedener Ausdehnung und Gestalt ist, dass sich allgemein gültige Angaben in diesem Punkte nicht machen lassen. Von diesem Hohlraum strahlen in alle Regionen des Körpers blindsackartige Ausstülpungen aus. Dieselben sind völlig regellos angeordnet, besitzen oft die Gestalt eines kurzen Kegels mit sehr breiter Basis, dann wieder bilden sie handförmig bis baumartig verzweigte, röhrlige Schläuche, schließlich stellen sie oft auch bloß halbkugelige Ausbuchtungen der Wandung des Centralmagens dar. Sie erstrecken sich, wie gesagt, in alle Regionen des Körpers, auch bis in die Gegend der Mundöffnung hinein und ebenfalls in den Cirrentheil des Thorax; hier endigen sie jedoch stets eben so wohl blind wie in allen übrigen Körperregionen. Ihre Weite ist nach dem Gesagten absolut verschieden; die blinden Enden sind immer kuppelförmig abgerundet. Bis in die Extremitäten erstrecken sich die Magenblindschläuche nicht.

Auf Sagittal- und Transversalschnitten (Fig. 13) durch das ganze Thier findet man stets eine außerordentlich große Menge von Schnitten durch das Lumen dieses Hohlraumsystems, und es ist leicht, sich

durch Rekonstruktion aus Serien von der völlig regellosen Anordnung seiner Theile zu überzeugen.

Es dürfte kaum angängig sein, dieses eigenartige Verdauungssystem mit dem in Magen, Mitteldarm und Rectum geschiedenen Verdauungstractus der Lepadiden und Balanen zu vergleichen.

Histologie. — Wie schon bemerkt, werden im letzten Theil des Ösophagus die Zellen höher; späterhin verliert sich die auskleidende Cuticula völlig und wir sind zu dem außerordentlich charakteristischen Epithel gelangt, welches alle die soeben beschriebenen Hohlräume auskleidet (Fig. 14, 15). Die Zellen des Magendarmepithels weisen zwei verschiedene Typen auf:

1) Zellen, deren Durchmesser etwa den vierten bis fünften Theil ihrer Höhe beträgt, und die demnach ein typisches Cylinderepithel darstellen (Höhe = $37\ \mu$) (Fig. 14 c).

2) Zellen, deren Durchmesser annähernd so groß wie ihre Höhe ist, und die etwa dieselbe Höhe besitzen, wie die vorigen (Fig. 14 l).

Diese letzteren großen Zellen, deren Kubikinhalt etwa das 16—25fache desjenigen der ersteren ist, sind ziemlich regellos zwischen die Cylinderzellen eingestreut und zwar kommt auf einen bedeutenden Komplex von Cylinderepithel immer nur eine dieser großen Zellen (cf. Fig. 10). Gegen die blinden Enden der Magenausstülpungen hin werden die großen Zellen etwas häufiger, ohne jedoch hier eine regelmäßige Anordnung erkennen zu lassen.

Führt man durch das Magendarmepithel Schnitte, welche senkrecht durch die Längsachse (Höhe) seiner Zellen gehen (Fig. 16), so sieht man, dass die Grenzschichten, welche die Epithelzellen von einander trennen, unregelmäßige Polygone bilden, die sich jedoch der sechseckigen Form nähern.

Der Kern der Cylinderzellen liegt deren Basalfläche genähert, zeigt Kugelform und im Innern eine dichte Masse von Chromatin ohne besondere Struktur. Im Innern des Kerns sieht man stets einen hellen Hof von rundlicher bis halbmondförmiger Gestalt. Ich möchte ihn als eine Ansammlung von hellerem Kernsaft ansprechen. Die Beschaffenheit des übrigen Inhaltes nun dieser Zellen ist in verschiedenen Partien des Magendarmepithels eines und desselben Thieres meist eine durchaus verschiedene. In denjenigen Magendarmdivertikeln, wo wenig Nahrungsdetritus angehäuft liegt, ist das Protoplasma von gleichmäßiger, etwas trüb-körnlicher Beschaffenheit (Fig. 14). Ein wesentlich anderes Bild bieten die Cylinderzellen derjenigen Divertikel, die reichlich Nahrung enthalten (Fig. 15). Hier findet sich in einer

in der Gegend des Kerns beginnenden und ziemlich hoch in die Zellen hinaufreichenden Zone eine Ansammlung von kugelförmigen, außerordentlich stark lichtbrechenden Granulis (Fig. 15 *g*). Außerdem ragen diese mit Granulis reichlich beladenen Zellen lappenförmig ins Innere des Darmes vor. Diese lappen- bis fingerförmigen Vorragungen der Epithelzellen finden sich stets verklebt und beladen mit dichten Detritusmassen, von welchen feinste Partikelchen strahlförmig ins Innere der Lappenfortsätze vorzudringen scheinen (Fig. 15 *lp*). Der Kern dieser Zellen behält dieselbe Beschaffenheit bei wie derjenige in den Zellen der leeren Darmpartien (cf. Fig. 14, Fig. 15). Selbstverständlich sind diese beiden Formen von Cylinderepithelzellen durch alle Übergänge mit einander verbunden.

Zur Erklärung der soeben mitgetheilten Befunde liegt es nahe, die ersteren Zellen als im Ruhezustand befindlich, die letzteren als bei der Nahrungsaufnahme begriffen, zu betrachten. Leider konnte ich, als ich diese Verhältnisse untersuchte, keine Fütterungsversuche mehr bei lebenden Thieren anstellen, so dass ich nicht mit Bestimmtheit von einer Darmphagocytose zu reden vermag.

Die zwischen diesen resorbirenden Zellen eingestreut liegenden großen kubischen Zellen zeigen eine durchaus verschiedene Beschaffenheit wie diese. Dass zunächst ihr Inhalt ein chemisch anderer war, zeigte sich bei Doppelfärbung von Schnitten. Auf Schnitten z. B., die nach der VAN GIESON'schen Methode behandelt waren, zeigte das Protoplasma der Epithelzellen eine trüb-violette Färbung, während der Inhalt der kubischen Zellen intensiv gelb gefärbt war (Fig. 14). Einen leicht gelblichen Ton nahmen übrigens auch die Granula in den Cylinderzellen an. Das Protoplasma zeigte sich besonders im distalen Theil der Zellen reichlich mit Sekreten in Tröpfchenform beladen. Der Kern ist sehr groß und hat nierenförmige oder bohnenförmige Gestalt. In seinem Innern ist innerhalb einer flockigen Chromatinmasse eine helle Saftansammlung sichtbar; in dieser liegt der deutliche Nucleolus. Diese Zellen sind wahrscheinlich von sekretorischer Funktion und somit als Leber- oder Pankreaszellen zu bezeichnen.

Mit Bezug auf seine histologische Beschaffenheit bietet mithin der Verdauungstractus auch sehr bedeutende Abweichungen vom Typus der Lepadiden dar.

Noch zu erwähnen ist der Umstand, dass dem Darm eine eigene Muskelschicht fehlt. Die den Ösophagus begleitende Längsmuskulatur setzt sich wohl noch eine kurze Strecke weit auf die Wandungen des Magendarmes fort, dann aber fehlt jegliche Muscularis und die

Zellen der vielverzweigten Darmdivertikel ruhen nur noch einer äußerst feinen Basalmembran auf.

Das ganze System von Blindschläuchen wird durch ein weitmäschiges, lockeres Bindegewebe in seiner Lage erhalten und mit den Wandungen des Körpers in Verbindung gesetzt. Es füllt den weitaus größten Theil des Körperhohlraums aus (cfr. Fig. 13) und engt denselben bis auf die sinuösen Blutbahnen und die Exkretionsorgane völlig ein.

Bei sehr jungen Thieren zeigt der Verdauungstractus im Wesentlichen schon denselben Bau wie beim Erwachsenen; die blind endenden Divertikel sind verhältnismäßig bedeutend kürzer und nicht so zahlreich. In der histologischen Beschaffenheit bieten sich jedoch bedeutendere Unterschiede. Die den Darm beim Erwachsenen auskleidenden hohen Cylinderzellen haben hier noch die Form eines Plattenepithels, der Durchmesser einer Zelle beträgt hier oft das Drei- bis Vierfache ihrer Höhe. Die Leberzellen fand ich bereits so ausgebildet wie beim Erwachsenen; sie sind jedoch im Verhältnis zu den gewöhnlichen Darmepithelzellen bedeutend höher und kuppelförmig ins Innere des Darmes vorragend (Fig. 17).

Im Anschluss an den Verdauungstractus seien hier die Speicheldrüsen besprochen. Sie gleichen völlig den von NUSSBAUM als »undefinirbare Organe« bezeichneten und von GRUVEL genauer untersuchten und als Speicheldrüsen erkannten Organe der Lepadiden.

In der Basis der Unterlippe, dicht oberhalb des großen Unterschlundganglions finden sich zwei symmetrisch zur Medianebene gelegene große Packete von Drüsenzellen; über diesen sehen wir das Chitin von feinen, kraterartigen Öffnungen durchbohrt (Fig. 18 p). In je eine dieser Öffnungen mündet eine bedeutende Anzahl (5—6 bei *Lepas*, bei *Alcippe* sicher noch mehr) von langen, blindschlauchförmigen einzelligen Drüsen ein. Die einzelnen Zellen haben die Gestalt eines nach seinem blinden Ende zu keulenförmig erweiterten, nach seiner Öffnung zu fein zugespitzten Rohres. Der Kern, der stets einige lebhaft glänzende Körperchen einschließt, liegt dem blinden Ende sehr genähert. Das Sekret, welches die Zellen erfüllt, war zu feinen hellglänzenden Tröpfchen geronnen, die einige Ähnlichkeit mit den Fettablagerungen in der Umgebung der Speicheldrüsen aufwiesen. Da die Zellen zwischen einander eingeschachtelt (*enchevêtrées*: GRUVEL) und mannigfach verstrickt und verschlungen sind, so sind auf einem Schnitt immer nur wenige Zellen bis zu den kraterförmigen Öffnungen zu verfolgen. Ich zweifle nicht, dass das Sekret dieser

Drüsen wie bei den Lepadiden (GRUVEL) den Zweck hat, die Nahrungsbissen schlüpfrig zu machen.

Cementapparat.

Bei Besprechung des Diskus sagt DARWIN: »The disk is attached, at its upper end, apparently in the usual way, by cement, to the roof of the cavity of the shell in which it is imbedded; but the lower parts are also slightly attached This is effected by inorganic calcareous deposit anyhow I could not perceive here any cement or cement-ducts.«

AURIVILLIUS giebt an, dass er Cementkanälchen zwischen der Scheibe und dem ihr unmittelbar anliegenden Höhlendache getroffen habe.

Man findet auf Schnitten (Fig. 20) durch die von DARWIN bezeichnete, in der Nähe des untersten Lippenwinkels vorspringende Region des Diskus (bei *U* in Figg. 1, 5, 6) eine Ablagerung von Schichten einer horngelben hyalinen Substanz. Die äußersten und ältesten Schichten weisen eine Runzelung von transversal verlaufenden Falten auf; sie sind von dunklerer, bräunlicher Färbung, während die nach innen zu liegenden Schichten heller und schließlich vollkommen hyalin und in Hämatoxylin z. B. färbbar sind (Fig. 20 *c*). Der Cement — um solchen handelt es sich hier fraglos — tritt also farblos aus seinen Bereitungsstätten aus und erstarrt dann im Kontakt mit dem Seewasser zu einer dunkleren Masse.

Spärliche Cementlagen fanden sich auch an der Oberfläche des übrigen Diskus, besonders an den hufeisenförmigen Zuwachsstreifen.

Paarige Cementdrüsen, deren beide Ausführungsgänge sich an der Basis der Larvenantennen öffnen (Lepadiden), existiren bei *Alcippe* nicht. Wohl wird noch der meiste Cement in derjenigen Gegend abgesondert, wo sich die Larvenantennen finden würden, wenn dieselben erhalten blieben (cf. Kap. 3), aber auch die ganze übrige Unterseite des Diskus ist mittels Cementes angeheftet.

An Macerationspräparaten konnte ich besonders in den Randpartien des Diskus äußerst feine Stränge hinziehen sehen, welche alle von der oberen (proximalen) Region des Diskus ihren Ursprung nahmen, aber nicht zwischen der Hornscheibe und dem Höhlendache (AURIVILLIUS), sondern an der Innenseite der Hornscheibe zu verlaufen schienen. Dass diese Stränge den Inhalt äußerst feiner Cementkanäle vorstellten, geht daraus hervor, dass sie nach Maceration mittels Kalilauge noch erhalten geblieben waren, während doch

jede andere organische Substanz (ausgenommen Chitin und Cement) zerstört war.

In der proximalen Region des Diskus finden sich auch diejenigen Elemente vor, welche sich als die Cementdrüsen oder besser Cementzellen der *Alcippe* darstellen.

Man findet hier einen unpaaren, von der Gegend des Gehirns bis zum proximalen Theile des Ovars reichenden Strang von sehr eigenartigen Zellen vor (Fig. 20 *cx*), welche die typische Form der Cementzellen aller Cirripeden besitzen, wenn sie auch gleich einen etwas rudimentären Charakter aufweisen. Im Ganzen sind die Zellen so angeordnet, dass sie zusammen das enge Lumen einer mannigfaltig verzweigten Röhre einschließen, welche jedoch nach allen Seiten hin blind endigt. Die Enden der Verzweigungen besitzen meist kein Lumen mehr, sondern bilden keulenförmige Gruppen und Häufchen von Cementzellen.

Die einzelnen Cementzellen haben sehr verschiedenartige Gestalt (Durchmesser durchschnittlich $16\ \mu$), bald sind sie halbkugelförmig, dann wieder elliptisch, oder polyedrisch; diese Formverschiedenheiten kommen häufig dadurch zu Stande, dass sich die Zellen, besonders gegen die Enden der Verzweigungen hin, gegen einander pressen und abplatteten. Im Ganzen hat der Cementapparat große Ähnlichkeit mit dem von GRUVEL beschriebenen Cementapparat von *Conchoderma virgatum* in Jugendstadien.

Das Protoplasma der Cementzellen ist beladen mit feinflockigen Granulis (Fig. 21), doch ohne deutliche Vacuolen, so weit ich sehen konnte. Der Kern ist wurmförmig oder halbmondförmig; er besitzt eine deutliche Kernmembran und im Innern ein Häufchen von Chromatinbrocken. Zweikernige Zellen waren bei *Alcippe* keine Seltenheit; sie wurden von KÖHLER auch bei den Scalpellen nachgewiesen.

Bei den »typischen« Cirripeden pflegt von einer jeden Cementzelle ein feines Kanälchen auszugehen, auf welchem die Zelle wie auf einem Stiele aufsitzt (se *pédiculaire*, GRUVEL), und welches ihr Sekret in einen Kanal höherer Ordnung und schließlich in die beiden großen, an der Basis der Antennen mündenden Kanäle abführt.

Von manchen der Cementzellen, besonders in den blind endenden Verzweigungen des Stammes, konnte ich ähnliche feine Fortsätze ausgehen sehen (Figg. 20, 21 *f*), ich vermag jedoch keine Angaben darüber zu machen, ob sich diese mit von anderen Cementzellen kommenden Kanälen vereinigen, oder ob sie direkt nach der Körperoberfläche hinziehen. Wegen ihrer außerordentlichen Kleinheit ver-

mochte ich auch die auf Macerationspräparaten deutlichen peripheren Enden der Cementkanäle des Diskus auf Schnitten nicht wiederzufinden. In der Gegend der größten Cementabsonderung sah ich durch die Hypodermis hindurch feine (vielleicht membranöse Röhren darstellende) Stränge (Fig. 20 f_1) hindurchtreten, und bin geneigt, diese für die distalen Enden der von den Cementzellen ausgehenden Fortsätze anzusehen. Ist dies richtig, so gewinnt der Cementapparat von *Alcippe* durch die Art, wie sein Sekret an der Körperoberfläche deponiert wird, einige Ähnlichkeit mit dem Cementapparat der Balaniden.

Exkretionsapparat.

Die Schalendrüsen (»reins« der französischen Autoren) liegen als zwei große, sackartige Gebilde innerhalb der Kopfreion. Sie sind der ventralen und der linken bzw. der rechten Seite stark genähert (Fig. 22 s_s und s_d) und sie reichen ihrer Gesamtausdehnung nach etwa von der Einknickungsstelle der Ventralseite des Thorax (bei *I* in Fig. 1) bis in die untere Region der Speicheldrüsen hinauf. Sie besitzen keine Ausmündungsstelle nach außen und keine deutliche Kommunikation mit der Körperhöhle. Es stimmt dieser Befund mit demjenigen überein, welcher für die »typischen« Cirripeden gemacht worden ist. (GRUVEL: »nous croyons donc pouvoir dire que les reins des Cirripèdes sont des sacs absolument clos«.) Ich bin vollkommen sicher, dass eine Ausmündungsstelle der Exkretionsorgane an der für die Entomostraken gewöhnlichen Stelle, d. h. an der Basis der zweiten Maxillen, hier nicht existiert.

Was die äußere Gestalt der Nierensäcke anlangt, so wie man dieselbe nach einer Serie von Transversalschnitten am besten rekonstruieren kann, so möchte ich sie etwa einer birn- bis spindelförmigen Metallhülse vergleichen, deren Wandungen tief eingedrückt oder eingebault sind. Der Stiel der Birne wäre hierbei nach oben, d. h. nach den Mundwerkzeugen hin gerichtet, zu denken. Verfolgt man nämlich auf einer Serie von Transversalschnitten, von unten nach oben aufsteigend, die Querschnitte durch das Lumen der Nierensäcke, so sieht man, wie dieses sich — auf der Höhe der Ursprungsstelle des Mundcirrenpaares etwa — plötzlich verengert und in einen Kanal übergeht (Fig. 23 c_s , c_d). Man kann diesen Kanal durch seine Querschnitte noch eine Strecke weit verfolgen, und ich erwartete zunächst, dass er sich an der Basis der Unterlippenwülste nach außen öffnen würde. Doch dies ist nicht der Fall, der Kanal endigt

blind in dem parenchymatösen Bindegewebe, das die Speicheldrüsen einhüllt.

Die histologische Untersuchung ergibt, dass die Wandung der Nierensäcke aus einer Schicht kleiner Zellen (durchschnittliche Höhe 6μ) besteht, welche einer zarten Basalmembran aufsitzen (Figg. 24, 25). Die Zellen ragen mit halbkugelförmigen oder etwas spitzeren Kuppen in das Innere der Nierensäcke vor, zeigen sich häufig in ihrem basalen Theil etwas eingeschnürt. Zellen, deren eine Hälfte sich abgeschnürt hätte und frei ins Innere des Schalendrüsenumens hineingefallen wäre (GRUVEL für *Lepas*), konnte ich nicht nachweisen. Das Protoplasma der Nierenzellen ist ziemlich gleichmäßig, etwas granulös; der Kern kann verschiedene Formen annehmen, er kann biskuitförmig, halbmondförmig oder nierenförmig sein (Fig. 26).

Der oben blind endende Kanal zeigt etwas verschiedene Beschaffenheit seiner Wandungen, indem hier die Zellen die Form eines regelmäßigen kubischen Epithels annehmen (Fig. 27).

Sehr eigenartig ist die Art und Weise, wie die Schalendrüsensäcke an vielen Stellen mit der Körperwandung in Verbindung treten (Fig. 24 v); so weit ich sehen konnte, handelt es sich hier um sehr feine, röhrenförmige Fortsätze der Basalmembran, welche, oft nachdem sie sich dichotomisch verzweigt haben, zwischen den Hypodermiszellen hindurch bis an die Chitinecuticula des Körpers hinantreten. An diesen Stellen eine Durchbohrung des Chitins nachzuweisen, gelang nicht. Dieser Umstand steht einer Deutung der Fortsätze als Ausführungsröhren entgegen, so dass es unentschieden bleiben muss, ob man diese Verbindungsstränge der Säcke mit der Körperwandung nicht auch als bindegewebige Aufhängebänder deuten könnte, welche die Schalendrüsens in ihrer Lage erhalten.

Über die Art, wie diese eigenthümlichen Exkretionsorgane ihre physiologische Funktion vollziehen, vermag ich keine Angaben zu machen, da ich keine Injektionsversuche an lebenden Thieren mehr anstellen konnte, als ich die Schalendrüsens an konservirtem Material auffand.

Nervensystem.

In der bisher über *Alcippe* erschienenen Litteratur finden sich keine Angaben über das Nervensystem vor. DARWIN sagt: »I did not make out anything exactly about the nervous system«

Die Untersuchung des Nervensystems der *Alcippe* bietet wegen der außerordentlichen Kleinheit der Objekte bedeutende Schwierig-

keiten. (Der eigentliche Körper der größten Thiere maß höchstens 5—6 mm.) Es war mir nicht möglich, das Nervensystem *in toto* zu präpariren. Bei den größten unter der Präparirlupe untersuchten Exemplaren gelang nur die Auffindung des großen Ventralganglions.

Ich war also für meine Untersuchungen auf die Rekonstruktion nach Schnitten angewiesen. Wegen der unsymmetrischen Beschaffenheit der einzelnen Exemplare, die alle in irgend einer Richtung etwas verkrüppelt waren, war es nicht möglich, zwei Exemplare genau gleich zu orientiren. Dieser Umstand war besonders misslich bei der Aufsuchung der aus den Hauptganglien abtretenden peripherischen Nervenstämme, da diese bei der geringsten Verschiebung gegen die schneidende Ebene auf Schnitten durchaus verschiedene Bilder lieferten.

Ich habe daher im folgenden Theil meiner Arbeit meine Untersuchungen vorläufig auf das centrale Nervensystem und die hauptsächlichsten peripherischen Nervenstämme beschränken müssen.

Das centrale Nervensystem setzt sich zusammen aus 1) dem Gehirndoppelganglion und 2) dem großen Ventralganglion oder Subösophagealganglion. Weitere Nervencentren fanden sich nicht vor.

Das Gehirnganglion (Fig. 28 *G*) liegt dorsal vom Ösophagus genau oberhalb der Stelle, wo dieser in den Magendarm übergeht.

Es setzt sich zusammen aus zwei großen keulenförmigen Ganglien, die an der abgerundeten Seite der Keule durch eine kurze, nach dem Ösophagus zu etwas konvex eingebogene Kommissur mit einander verbunden sind. Die beiden Ganglien sind in dorsoventraler Richtung etwas abgeplattet.

Von diesem Hirnganglion treten unzweifelhaft zwei Paare starker Nerven ab; die Existenz eines dritten Paares konnte ich nicht bei allen Exemplaren nachweisen. Das erste Nervenpaar (Fig. 28 *a*) entspringt von der Unterseite des Hirnganglions (das Thier ist in Fig. 28 so orientirt, wie in Fig. 1) und zieht nach unten in den Diskus, wobei beide Nerven eine bedeutende Strecke weit die gleiche Distanz von einander beibehalten. Es entspricht dies Nervenpaar den Pedunculusnerven der Lepadiden.

Das andere annähernd gleich starke Nervenpaar (Fig. 28 *b*) entspringt den Pedunculusnerven gegenüber an der oberen Seite der beiden Hirnhemisphären und zieht in schräger Richtung zu beiden Seiten des Ösophagus hin. Ein Homologon zu diesem Nervenpaar bei den Lepadiden oder Balanen zu finden, gelang nicht.

Wie schon erwähnt, vermochte ich die Existenz des dritten,

etwa in der Gegend zwischen den Pedunculusnerven entspringenden Nervenpaares (Fig. 28 *c*) nicht sicherzustellen. Dies Nervenpaar wäre von zarter Beschaffenheit und dürfte den Optici der Lepadiden entsprechen.

Das Hirndoppelganglion ist durch die Schlundconnective mit dem großen Ventralganglion verbunden. Die Schlundconnective (Fig. 28 *d*) ziehen in weitem Bogen von diesem zu jenem hin und weisen im Bau eine beträchtliche Ähnlichkeit mit denjenigen der Lepadiden auf. Vom Ventralganglion ausgehend, treffen wir auf jeder Seite drei von den Schlundconnectiven abtretende Nervenstämme (Fig. 28 *e, f, g*) an, die wohl ähnlich wie bei den Lepadiden der Innervierung der muskulösen Körperwandungen dienen.

Wie schon angedeutet, ist es bei *Aleippe* nicht zur Ausbildung einer Kette von Ganglien gekommen, sondern wir finden nur ein großes ventrales Ganglion (Fig. 28 *V*) vor, wodurch das Nervensystem an dasjenige der Balanen erinnert.

Das Ganglion liegt seiner Hauptmasse nach etwas höher als das Gehirnganglion (Orientirung des Thieres wie vorher) und ist der ventralen Körperwandung sehr genähert. So weit ich seine äußere Gestalt rekonstruiren konnte, zeigte es etwa die Gestalt eines Kegels mit schräg abgestutzter Grundfläche; die Spitze des Kegels ist nach dem Ende des eingekrümmten Thorax, die Grundfläche nach der Spitze des Kopfpapfens hin gerichtet. Von der Spitze des Kegels an gerechnet im ersten Drittel der Längsachse findet sich eine deutliche Einschnürung (Fig. 28 *h*), die auch nach der histologischen Beschaffenheit des Ganglions zu urtheilen, auf seine Entstehung aus mindestens zwei hinter einander liegenden Ganglienpaaren hindeutet. Dass das Ganglion in seiner Medianebene eine Furche aufweist, halte ich nach der Beschaffenheit anderer Arthropodenganglien für sicher, obgleich ich es durch Rekonstruktionsmethode nicht nachweisen konnte. Somit könnte man das ganze Ganglion als aus zwei Paaren symmetrischer Hälften verschmolzen betrachten.

Folgende sind diejenigen vom Ganglion abtretenden Nervenstämme, deren Existenz ich sicherstellen konnte.

Vom oberen Rande der schräg abgestutzten Grundfläche des Kegels entspringt zunächst ein Nervenpaar, das sich bald nach seinem Austritt in der Gegend der Speicheldrüsen reichlich verzweigt und auch zur Schlundmuskulatur Äste abgeben dürfte (Fig. 28 *i*). Das zweite, etwas unterhalb des ersten entspringende Paar (Fig. 29 *k*) gabelt sich bald in zwei Äste, deren Verlauf nicht verfolgt werden

konnte. Es zieht dem ersten Nervenpaar etwa parallel. Am unteren Rande der abgestutzten Grundfläche entspringt zwischen den Schlundkommissuren ein Nervenpaar, das etwas schwächer als diese, aber relativ von bedeutender Stärke ist (Fig. 28 l). Auf dieses Paar folgt an der dorsalen Seite des Ventralganglions ein weiterer Nerv, der seinen Ursprung etwas oberhalb der besprochenen Einschnürung nimmt, und der jedenfalls der Symmetrieebene des Ganglions äußerst nahe entspringt, so nahe, dass es mir durch Schnittmethode nicht gelang, nachzuweisen, ob es sich hier um einen einzigen in der Medianebene abtretenden Nerven oder um ein Nervenpaar handelt. Dieser Nerv bzw. dieses Nervenpaar verläuft sehr lange in der Symmetrieebene des Ganglions; nachdem seine Verlaufsrichtung eine Strecke weit senkrecht auf der Hauptachse des Ganglions gestanden hat, wendet er sich in rechtwinkliger Knickung nach hinten und liefert zahlreiche Verzweigungen. Ich vermag über den peripheren Verlauf der beiden letzten Nervenpaare keine Angaben zu machen.

Nun folgt ein Nervenpaar, das seiner Richtung nach etwa eine Verlängerung der Hauptachse des Ganglions darstellt und dessen Abtrittsstellen der Spitze des Kegels sehr genähert liegen. Dieses sehr starke Nervenpaar konnte ich eine beträchtliche Strecke weit in den Thorax hinein verfolgen und ich vermuthete, dass es nach Auftheilung in drei Äste zur Innervierung der drei letzten Anhangspaare dient.

In derselben Höhe wie die Schlundconnective entspringt schließlich noch ein sehr starkes Nervenpaar (Fig. 28 o), das annähernd dieselbe Dicke wie diese besitzt und seinem Ursprung nach der Ventralseite des Ganglions genähert steht. Ich erhielt auf Transversalschnittserien durch das ganze Thier fast stets die zwei Wurzeln dieses Nervenpaares und diejenigen der Schlundkommissuren auf demselben Bilde. Das Nervenpaar wendet sich bald nach oben und innervirt das erste Cirrenpaar, das zu beiden Seiten der Mundöffnung steht.

Histologie. — Die histologische Beschaffenheit des Nervensystems von *Alcippe* weicht in keinem wesentlichen Punkte von derjenigen des Nervensystems der übrigen Cirripeden bzw. Crustaceen ab. Für die letztere haben mir besonders die neuesten Arbeiten KÖHLER's, GRUVEL's und NANSSEN's als Wegweiser gedient.

Wie bei den Lepadiden und Balanen setzen sich die Hauptnervencentren aus vier histologisch verschiedenen Elementen zusammen:

Neurilemm oder Neuroglia, Ganglienzellen, Primitivtuben, Punkt-

substanz. Das Neurilemm (Figg. 28, 29 *n*) überkleidet sämtliche Theile des Nervensystems in Gestalt eines zarten Überzugs von wechselnder Dicke. Seine Dicke ist am größten auf dem großen Ventralganglion, auf dem Gehirn beträgt sie etwa $\frac{3}{4}$ von dieser und auf den abtretenden Nervenstämmen erscheint sie bald auf den achten bis zehnten Theil reducirt.

Das Neurilemm besteht aus einer Schicht von zarten, dicht mit einander verwobenen Bindegewebsfibrillen und lässt hier und da einen langgezogenen, ziemlich chromatinreichen Kern erkennen. Auf der ventralen Seite des Bauchganglions fanden sich bedeutend mehr Kerne im Neurilemm, als auf der dorsalen Seite. Ich konnte deutlich bemerken, dass das Neurilemm sich direkt auf die Hüllen der Ganglienzellen fortsetzt. GRUVEL leugnet das Eindringen des Neurilemmes in das Innere der Ganglien, doch bin ich sicher, dass dieses stattfindet; besonders, dass das Neurilemm die bindegewebigen Hüllen der Ganglien-Riesenzellen liefert (bei *f* in Fig. 29). Wie GRUVEL konnte ich zwei Arten von Ganglienzellen unterscheiden, die sowohl ihrer Größe, wie auch ihrer histologischen Beschaffenheit nach, nicht unwesentlich von einander differiren.

In seiner Beschreibung der Ganglien der Dekapoden sagt FRIDTJOF NANSEN:

»In some parts of the ganglia, where small ganglion-cells are situated, closely together, the neuroglia-membranes form cavities in a similar way as the waxen walls of a honey comb; and one ganglion-cell is situated in each cavity.«

Auf Schnitten durch das große Ventralganglion fand ich in denjenigen Theilen, wo die kleineren Ganglienzellen liegen, ein ganz ähnliches Bild vor (Fig. 29 *g*₁). Die kleineren Ganglienzellen lagen in der That in einem Wabenwerk von bindegewebiger Substanz (Neuroglia), sie zeigten ein vollkommen hyalines Protoplasma und einen kugelförmigen, sehr chromatinreichen Kern. Ich konnte nicht bemerken, dass diese Ganglienzellen durch protoplasmatische Ausläufer mit einander anastomosirt hätten (GRUVEL); doch will ich nicht in Abrede stellen, dass dieses vielleicht bei anderer Konservierungsmethode in Erscheinung getreten wäre.

Die zweite Art von Ganglienzellen, die Riesenzellen (*cellules géantes*, GRUVEL), (Fig. 29 *g*₂) ist etwa um ein Drittel größer bis doppelt so groß als die vorerwähnten Ganglienzellen.

Das Protoplasma der Riesenzellen ist fein granulös und oft von umschriebenen helleren Partien durchsetzt. Der Kern ist sehr groß,

kugelförmig und arm an Chromatin; der Nucleolus ist selten deutlich erkennbar. Das Protoplasma der Riesenzellen sendet sicher keine Ausläufer aus, die mit denjenigen anderer Ganglienzellen anastomosieren würden; der Abtritt der Primitivfibrillen (nach NANSSEN's Entdeckung »Primitivtuben mit Inhalt von Hyaloplasma«) ist sehr deutlich an einzelnen Zellen (Fig. 29a).

Bipolare Ganglienzellen waren selten, traten auch nur bei den Riesenzellen auf.

Die Ganglienzellen sind im Princip peripher angeordnet, doch durchsetzt eine Schicht von Ganglienzellen beider Art das große Ventralganglion in der auch äußerlich erkennbaren eingeschnürten Partie, etwas vor dem letzten Drittel des großen Bauchganglions. Merkwürdigerweise fand ich an der dem Ösophagus zugekehrten Seite des Hirnganglions keinen Belag von Ganglienzellen. Die Riesenzellen waren besonders häufig an den Wurzeln der größten abtretenden Nervenstämme (GRUVEL).

Die aus den großen peripheren Nervenstämmen in die Ganglien eintretenden Züge von Primitivtuben sind auf Schnittserien deutlich in der centralen Partie der Ganglien zu verfolgen und stellen hier ein System von äußerst feinen Faserzügen (*trajets fibreux*, KÖHLER) dar (Figg. 29, 30 a); zwischen diesen Faserzügen finden sich auf allen Schnitten Anhäufungen einer fein granulösen Substanz, in denen man bei Anwendung stärkster Vergrößerungen ein feines Netzwerk von sehr stark gefärbten Fäserchen unterscheiden kann (Figg. 29, 30 p). Nach GRUVEL stellt diese Substanz eine Art mechanischer Stützsubstanz für die ganzen Ganglienknotten dar, sie soll nicht nervöser Natur sein. Auch will GRUVEL den Namen Punktsubstanz nur noch auf das Hyaloplasma, den Inhalt der Primitivtuben, angewendet wissen und für die innerhalb der Ganglien liegende Substanz den Namen *substance granuleuse* anwenden.

KÖHLER sagt über die Punktsubstanz: »La substance médullaire est formée des mêmes éléments que les tubes nerveux, c'est à dire par des tubes primitifs, dont les uns conservent le trajet régulier qu'ils présentaient dans les connectifs ou dans les nerfs issus des ganglions, tandis que les autres, se ramifiant et s'entrecroisant en même temps que leurs dimensions se réduisent encore, constituent le tissu appelé substance ponctuée«

Es geht hieraus hervor, dass KÖHLER die Punktsubstanz für eine Modifikation der Primitivtuben beziehungsweise ihres Inhaltes hält.

Ich muss mich bei der Ungunst meines Materials und dem ge-

ringen Umfang meiner Untersuchungen eines Urtheils in der Frage der Punktsubstanz enthalten.

Mantel und Kiemen.

Die Entstehung und die Bedeutung des den Körper der *Aleippe* umhüllenden Mantels ist bereits beschrieben worden.

DARWIN giebt eine eingehende Schilderung der äußeren Beschaffenheit des Mantels, seiner Chitinbekleidung und der auf derselben stehenden Bohrdornen, ferner der Haare und Borsten am Lippenrande. Auch beschreibt er die morphologische Anordnung der Muskeln des Mantels und Diskus.

Es soll daher in diesem Theil der Arbeit im Wesentlichen auf die histologischen Befunde am Mantel eingegangen werden. Auf jedem senkrecht auf die Oberfläche des Mantels geführten Schnitt treffen wir zweimal auf eine Schicht Hypodermiszellen mit nach außen hin ausgeschiedener Chitincuticula (DARWIN: »double fold of corium«). Beide sind ein Derivat von der den Körper der *Aleippe* bekleidenden Hautschicht und im Wesentlichen ihr gleich gebaut. In der nach außen hin liegenden Schicht (Fig. 31 e_1) sind die Hypodermiszellen von annähernd kubischer Gestalt, die Chitincuticula ist hier dick und trägt als Fortsätze die bekannten Bohrdornen (Fig. 31 d) und mannigfache Haare. Solche Haare jedoch, welche durch die Cuticula hindurch mit einer Sinneszelle in Verbindung getreten wären, bemerkte ich nicht, kann also auch den an den Lippenrändern stehenden starken Borsten keine Sinnesfunktion zuschreiben. Die innere Begrenzungsschicht des Mantels besteht aus einer Hypodermis mit sehr undeutlichen Zellgrenzen (Fig. 31 e_2), in der die großen länglichen Kerne mit ihrer Längsachse senkrecht auf der außerordentlich feinen Chitincuticula stehen.

Der zwischen diesen Hautblättern liegende Theil des Mantels ist durch ein dichtes, engmaschiges Netzwerk von Bindegewebe ausgefüllt, welches zahlreiche Blutlakunen ohne eigene Wandungen einschließt (Fig. 31 l). Die Kerne des Bindegewebes sind sehr groß und chromatinreich. In das Bindegewebe eingelagert finden sich besonders in der Gegend der Ursprungsstellen des Mantels Fett- und Pigmentmassen. Das bindegewebige Maschenwerk ist am dichtesten in der mittelsten Partie des Mantels, nach den Begrenzungsflächen zu wird es lockerer.

Die morphologische Anordnung der Mantelmuskulatur ist von DARWIN ausführlich beschrieben worden, und seine Beobachtungen

sind später von AURIVILLIUS bestätigt. Wir finden im Mantel: 1) ein System von Längsmuskeln, welche einerseits in den Randpartien des Diskus, andererseits etwas vor der Mündungsspalte, besonders im carinalen Theil, inseriren.

2) Ein System von schwächeren Quermuskeln, besonders im eigentlichen Capitulum, welche allermeist außerhalb der Längsmuskeln verlaufen und nicht ganz die carinale Kante zu erreichen pflegen.

3) Zwei Gruppen starker Muskeln, die vom oberen (carinalen) Winkel der Lippenränder fächerförmig ausstrahlen und die links und rechts in einiger Entfernung von der Mündungsspalte am äußeren Mantelblatte inseriren.

Während die beiden ersten Systeme von Muskeln dazu dienen, die bohrenden und schabenden Bewegungen des äußeren Mantelblattes zu vermitteln, dienen nach DARWIN und AURIVILLIUS die letzteren Muskeln dazu, die Mündung zu öffnen.

Über die histologischen Eigenthümlichkeiten der Mantelmuskulatur vermochte ich mir am besten an solchen Präparaten Auskunft zu verschaffen, welche nach der GIESON'schen Methode behandelt waren.

DARWIN bezeichnet die gesammte Mantelmuskulatur als glatt (striaeless). Die Stiel- und Mantelmuskulatur der Lepadiden und Skalpelle ist nach KÖHLER's und GRUVEL's Ansicht ebenfalls durchweg ohne Streifung. (KÖHLER: »Il m'a été impossible de découvrir la moindre trace de striation dans les muscles du pédoncle et du manteau des espèces que j'ai étudiées.)

AURIVILLIUS beschreibt gestreifte Muskeln in der Ovarialhöhle von *Lithoglyphes*, spricht sich aber über die histologische Natur der Mantelmuskeln von *Alcippe* nicht aus.

Nach Präparaten, die nur mittels Hämatoxylin oder Karmin behandelt waren, erschienen mir Anfangs eben so sämmtliche Muskeln des Mantels der *Alcippe* als der Streifung entbehrend. Behandelte ich aber die Schnitte weiter mit Pikrinsäurerubin, so trat auf sämmtlichen Mantelmuskeln eine zarte, aber zweifellos erkennbare Querstreifung hervor (Fig. 31 m), die am deutlichsten an den starken, längshinziehenden Muskeln, aber auch an allen übrigen erkennbar war. Ich will hier erwähnen, dass ich im ganzen Körper der *Alcippe* keinen einzigen glatten Muskel gefunden habe, auch der Adductor scutorum wies eine, allerdings schwierig nachweisbare Querstreifung auf; die Muskulatur des Schlundes war — mit Ausnahme der aufgefasernten Enden — deutlich quergestreift und schließ-

lich ließen die Muskeln der Cirren und Mundwerkzeuge und auch die Rumpfmuskulatur eine sehr schöne Querstreifung erkennen, bei der eine deutliche Scheidung der Fibrillen in dunkle Querscheiben, hellere isotrope Scheiben und schmale, sehr dunkle Zwischenscheiben erkennbar war (Ausdrücke aus FOL: Lehrbuch der mikroskopischen Anatomie).

Die beiden Mantelblätter sind in ihrer ganzen Ausdehnung von ziemlich starken, an beiden Enden zierlich verzweigten Fasern verbunden, welche den Zwischenraum zwischen den beiden Mantelblättern in senkrechter Richtung durchsetzen (Fig. 31 f).

KÖHLER fand homologe Bildungen im Mantel der Skalpelle; auch die an ihren Enden verzweigte glatte Stielmuskulatur der Lepadiden ist wohl zu diesen Bildungen zu zählen.

An und für sich ist es sehr schwer zu entscheiden, ob es sich hier um Bindegewebsfibrillen oder glatte Muskulatur handelt. (AURIVILLIUS: vielleicht ist ihre [Fibrillen] Funktion nur eine stützende oder sind sie wirklich auch kontrahierend.)

GRUVEL glaubt nach embryologischen Befunden schließen zu dürfen, dass die hier vorliegenden Bildungen, früher von ihm als Muskeln bezeichnet, doch bindegewebiger Natur sind.

Ich möchte mich der letzten Ansicht GRUVEL's anschließen, da auch aus physiologischen Gründen die Anwesenheit von Stützzellen zwischen den beiden Mantelblättern sehr erklärlich erscheint, und andererseits das Vorhandensein von Muskulatur in dieser Anordnung schwerer zu verstehen ist.

Die an beiden Enden fächer- oder büschelartig verzweigten Bindegewebsfibrillen werden nach den Lippenrändern zu stärker und zeigen hier oft einen etwas geschlängelten Verlauf. Sie durchsetzen übrigens auch den Zwischenraum zwischen den beiden Mantelblättern in der Ovarialhöhle.

Als Derivate des innern Mantelblattes seien an dieser Stelle die Kiemen besprochen. Als solche deutet DARWIN zwei longitudinale Falten der »inner tunic of the sac«, welche in der Nähe und etwas unterhalb der Endpunkte des Adductor scutorum beginnend parallel zur Längsachse des Thieres an der Innenseite des Mantels hinabziehen und sich nach dem distalen Ende des Diskus zu einander nähern.

Sie hängen zu beiden Seiten des Thieres in den Mantelhohlraum hinab und bilden im Diskus mit der oberen Decke der Ovarien und dem vom Mantel gebildeten Dache einen Raum, in den bei der

Eiablage die Eiersäcke hinabfallen und in welchem die Eier ihre Entwicklung bis zum Nauplius durchmachen.

Der histologische Bau dieser Organe (cf. Fig. 32) ist sehr einfach; DARWIN erwähnt bereits, dass ihnen drüsige Bildungen zum Anheften der Eilamellen abgehen. Ihrer Entstehung nach entsprechen sie zweifellos den »ovigerous frenae« der Lepadiden.

Ihre äußere Begrenzung bildet die schon an der inneren Seite des Mantels sehr feine Schicht Hypodermiszellen mit Chitincuticula, welche letztere hier so fein geworden ist, dass sie selbst mit starken Vergrößerungen schwer nachweisbar wird. Die mittlere Region ist von einem Netz zarten Bindegewebes ausgefüllt, an beiden Randpartien, besonders der inneren, dem Körper des Thieres bzw. der Bruthöhle zugekehrten, finden sich große Blutlakunen (Fig. 32 l). Andeutungen der an beiden Enden verzweigten Bindegewebsfibrillen (Fig. 32 f) finden sich auch hier.

Es ist sicher, dass diese Organe zusammen mit der ganzen Innenfläche des Mantels respiratorischen Zwecken dienen und lediglich eine Vergrößerung der inneren Oberfläche vorstellen. Erwähnt sei noch, dass sie meist sehr ungleich entwickelt sind und dass bei großen, sehr missgestalteten Exemplaren oft eine Kieme ganz rudimentär werden kann, während die andere zu enormer Entwicklung gelangt und den Körper des Thieres ein beträchtliches Stück weit umgreift.

Weibliche Genitalorgane.

In seinem gesammten Verlauf ist der weibliche Genitaltractus der *Alcippe* bisher noch nicht beschrieben worden. DARWIN giebt bei *Alcippe* nur einige Notizen über die Lage der Ovarien und der Eilamellen (ovigerous lamellae). Im Übrigen beschränkt er sich darauf, zu sagen, dass *Alcippe* mit Bezug auf ihre weiblichen Reproduktionsorgane nicht wesentlich vom Charakter der Familie (Lepadidae) abweicht.

Dies Letztere ist in der That der Fall, wie sich im Folgenden ergeben wird.

Wir finden bei unserem Thier Gonochorismus gepaart mit einem hochgradigen Geschlechtsdimorphismus. Das Männchen wird uns später ausführlicher beschäftigen, zuvörderst seien die weiblichen Genitalorgane abgehandelt.

Das Ovar liegt, wie DARWIN erkannte, im basalen Theile der ausgebuchteten Partie der dorsal-carinalen Mantelseite, des Diskus also.

Wie oben bei Besprechung der allgemeinen Körpergestalt des Thieres ausgeführt wurde, giebt die Entwicklung des Ovars Veranlassung zur Bildung des Diskus. Bei sehr jungen Exemplaren war das Ovar überhaupt noch nicht ausgebildet, erst bei ziemlich großen Thieren (2,5—4 mm) gelang der Nachweis der ersten Anfänge von Eibildung innerhalb bindegewebiger Röhren in der Fußplatte des Diskus. Bei vielen einigermaßen normal gestalteten Exemplaren konnte gesehen werden, dass innerhalb der mittelsten Region des Diskus, also in der Nähe der Symmetrieebene, das Bindegewebe der Fußscheibe frei von Röhrenbildungen bleibt; die Anlage des Ovars ist also eine paarige. Diese paarige Anordnung der Ovarien verwischt sich später durch die enorme Entwicklung der die ganze Fußplatte erfüllenden Eituben.

Das Ovar des geschlechtsreifen Thieres (5—11 mm) zeigt nun folgenden Bau. In das straffe Bindegewebe der Fußscheibe des Diskus eingebettet finden wir ein Konvolut von vielfach verzweigten, mit einander anastomosirenden, jedoch stets blind endenden Tuben vor, welche sämmtlich mit einander in Verbindung stehen. Sie stellen, wie sich später zeigen wird, eigentlich nur ein Lückensystem im Bindegewebe dar, das mit dem Keimepithel ausgekleidet ist. Ein konstantes Lumen kommt den Tuben nicht zu, sie sind bald weiter, bald enger, je nach der Masse der sich in ihnen entwickelnden Eier. Eine irgend wie gesetzmäßige Anordnung dieser Ovarialtuben dürfte nicht existiren, die Verzweigungen und Anastomosen erfolgen so regellos, dass es mir nicht möglich war, eine Tube auf einer Schnittserie eine Strecke weit zu verfolgen.

Aus diesem Konvolut von Tuben gelangen die Eier nun in folgender Weise nach außen.

In Höhe des ersten Drittels der Fußscheibe etwa (vom eigentlichen Körper des Thieres an gerechnet) (Fig. 33 *od*₁) geht je eine der Ovarialtuben in einen engen Kanal über; die Anfangstheile dieser beiden Kanäle müssen nach dem oben Gesagten mit dem Lumen sämmtlicher Tuben, von deren blinden Enden an gerechnet, in Verbindung stehen.

In diesen beiden Kanälen, die symmetrisch angeordnet liegen und auch hierdurch noch auf die zweitheilige Anlage des Ovars hinweisen, haben wir die Oviducte vor uns. Ich zweifle hieran um so weniger, als es mir mehrmals gelang, im Anfangstheil dieser Kanäle die reifenden Eier in Reihen angeordnet zu finden (Fig. 34).

Der weitere Verlauf der Oviducte ist der folgende. Innerhalb

des letzten Theiles des Diskus verlaufen sie einander ziemlich genähert und genau parallel der Hauptachse des Thieres. An derjenigen Stelle, wo der Körper des Thieres in den Diskus übergeht, nähern sich plötzlich die Oviducte einander so weit, dass ihre Wandungen sich fast berühren. Hierauf trennen sie sich wieder und ziehen nahe der äußeren Körperwandung, sich immer weiter von einander entfernend, schräg nach aufwärts, etwa auf dem kürzesten Wege die Übergangsstelle des Körpers in den Diskus mit der ventralen Einknickungsstelle des Thorax verbindend (cf. Fig. 33). Bis zu dieser erstrecken sie sich jedoch nicht ganz, nachdem sie etwa $\frac{3}{4}$ der eben besprochenen Verbindungslinie durchlaufen haben, wenden sie sich wieder etwas einwärts, biegen dann rechtwinklig nach außen und wenden sich wieder zurück, so dass sie in ihrem letzten Theil eine hakenförmige Krümmung beschreiben. Nachdem sie nahe der Körperwandung eine sehr kurze Strecke weit verlaufen sind, erweitern sie sich zu einem flaschen- bis taschenförmigen Divertikel (Fig. 33 a), welches wiederum mit einem Gange, der die Form eines plattgedrückten Trichters hat, nach außen mündet. Dieses Divertikel wurde von DARWIN noch als »auditory sac« bezeichnet, später erkannte KROHN bei den Lepadiden seinen Zusammenhang mit den Genitalwegen. NUSSBAUM bezeichnet ihn als Begattungstasche, GRUVEL als atrium de l'oviducte (bei den »typischen« Cirripeden). Bei *Alcippe* fand DARWIN bereits die Ausmündung des »auditory sac« auf; sie liegt hier an der Basis einer flachen Erhebung der Körperhaut etwas ventralwärts und unterhalb von der ventralen Einknickungsstelle des Thorax und besitzt die Form einer länglichen, etwas schräg gestellten Spalte (Fig. 33 v). In dieser Spalte haben wir zweifellos die eigentliche Genitalöffnung des Weibchens vor uns; diese liegt hier also nicht, wie bei fast allen übrigen Cirripeden, an der Basis des ersten Cirrenpaares, sondern sie erscheint erheblich tiefer gerückt.

Für die normalen Cirripeden sind die Autoren in neuerer Zeit zu folgender Auffassung über die Bedeutung des Atriums gelangt.

Es wird im Atrium zu bestimmten Zeiten eine sackartige Schicht gelatinöser Substanz ausgeschieden, welche, nach der äußeren Mündung des Atriums hin geschlossen, der Einmündung des Oviductes ins Atrium eine flaschenhalsförmig ausgezogene Mündung zuwendet. In diesen Sack (den eigentlichen »auditory sac«) fallen die in bestimmten Perioden reifenden Eier hinein, dehnen seine Wandungen aus und drängen schließlich den ganzen Sack zu den Ausmündungsspalten des Atriums hinaus. Ist der Sack vollkommen mit Eiern gefüllt, so

löst sich seine Verbindung mit dem Körper des Cirripeden und er fällt frei in die Mantelhöhlung hinab. Hier wird er durch den Druck der ihn umgebenden Körperteile (Rumpf und Mantelinnenfläche) alsbald zu der symmetrischen Hälfte von einer der großen charakteristischen Eilamellen abgeplattet, welche wir so häufig im Mantelhohlraum der Cirripeden, dem Körper sattelartig aufliegend, vorfinden (KROHN, NUSSBAUM und andere Autoren).

Bei den weitaus meisten Exemplaren von *Alcippe* fand ich das Atrium des Oviducts leer. Es stellte hier eine einfache spindelförmige Erweiterung des nach außen liegenden Schenkels des hufeisenförmig umgebogenen Endtheils der Oviducte dar. Bei einigen Exemplaren fand sich jedoch im Atrium der in Bildung begriffene Eiersack (Fig. 36) vor; die histologische und sonstige Beschaffenheit dieses Gebildes war genau diejenige des Eiersackes der Lepadiden.

Histologie des Genitaltractus. — Aus KÖHLER's eingehenden Untersuchungen über die Stielorgane der Lepadiden entnehme ich das Folgende:

»La paroi des tubes ovariens est simplement formée par une mince tunique propre offrant des fibrilles conjonctives et des noyaux, et dont la face interne est tapissée par les cellules germinatives. Le développement de ces cellules s'effectue d'une manière très simple, que l'on peut observer facilement, la coupe d'un même tube présentant souvent les ovules à tous les stades.«

Meine Befunde an *Alcippe* stimmen mit den Ergebnissen des französischen Forschers überein.

Das straffe Bindegewebe, welches die Grundmasse des Ovars bildet, verdichtet sich in der Nachbarschaft der Tuben, indem seine Faserzüge hier eine außerordentlich zarte, aus dicht mit einander verfilzten, dünnen Bindegewebsfibrillen bestehende Membran bilden (Fig. 37 *m*) (tunique propre KÖHLER's). Diese Membran durchzieht als Wandung des oben beschriebenen Konvoluts von Tuben die Bindegewebsmasse. Das Lumen der Tuben ist ausgekleidet mit einer Schicht sehr kleiner (5μ ca.) plattgedrückter Zellen, mit sehr chromatinreichem Kern. Dies sind die Keimzellen. Diese Zellen sind in Häufchen und größeren Gruppen angeordnet (keineswegs immer so regelmäßig, wie es in der Fig. 37 *Kx* angegeben ist); im Allgemeinen treten sie jedoch in Form eines den Tubenwandungen anliegenden Plattenepithels auf. Das Protoplasma der Keimzellen zeigt eine ziemlich undeutliche Begrenzung; protoplasmatische Ausläufer und Verzweigungen, die KÖHLER zwischen den einzelnen Keimzellen sieht,

konnte ich nicht finden. Die Umbildung der Germinativzellen in die Eier konnte oft auf einem einzigen Schnitt verfolgt werden (Fig. 37).

Die wandständigen Keimzellen nehmen zunächst eine deutlich umgrenzte Form an, ihr Protoplasma wird fein granulös. Der Kern ist in diesem jüngsten Stadium etwas oval und enthält sehr viel Chromatin in Gestalt eines undeutlichen Maschenwerkes. In dem Maße, wie das Ei wächst, wird das Protoplasma von helleren Partien (Vacuolen?) durchsetzt; haben die Eier etwa eine Größe von $33\ \mu$ erreicht, so treten hellglänzende Tröpfchen darin auf (Fig. 37 c_2), die bei weiterem Wachstum zu größeren Tropfen zusammenfließen. Es ist dies der Dotter. Mittlerweile ist das Ei immer weiter gegen die Mitte des Tubenlumens hin vorgertückt und wird durch die sich an den Wandungen immer neu entwickelnden Eier gegen den einzigen Ausgang aus den blind endenden Tuben — den Eingang in den Oviduct — hingedrängt. Anders vermag ich das Vorrücken der reifenden Eier in die Oviducte hinein nicht zu erklären, da eine Muskelschicht, die durch aktiven Druck die Eier vorwärts schieben könnte, in den Wandungen der Tuben nicht existiert. Der Kern der Eizellen ist im Laufe der Entwicklung zu einer typischen Vesicula germinativa geworden, seine Membran ist deutlich, sein Inhalt vollkommen hell-durchsichtig und um den sehr schön hervortretenden Nucleolus finden sich Bröckchen chromatischer Substanz. Der Kern liegt innerhalb der im Oviducte befindlichen Eier ziemlich genau central. Das reife Ei von *Alcippe* hat die Gestalt eines etwas abgestumpften Rotationsellipsoids, die Längsachse beträgt 340 , die größte Querachse $250\ \mu$. Die Schale ist vollkommen glashell, der Dotter erfüllt bis auf einen calottenförmigen Raum am spitzen Ende das Ei vollständig. (Letztere Beobachtungen nach lebendem Material.)

Gegen den Eingang in den Oviduct hin (Fig. 34 *od*) wird das Plattenepithel der Germinativzellen regelmäßiger und geht kontinuierlich in das Epithel über, das die ebenfalls bindegewebige Tunica propria der Oviducte von innen auskleidet. Dieses Epithel (Fig. 34, 35 *ep*) ist so charakteristisch, dass es die Auffindung der Oviducte auf einer Serie von Schnitten leicht gestattet. Die Höhe der Zellen ist etwa gleich deren Durchmesser ($11\ \mu$). Das Protoplasma ist vollkommen ohne Granula und schwach färbbar (bei Anwendung der GIESON'schen Methode: violett). Der Kern ist kugelförmig und enthält wenig Chromatin. Dieses kubische Epithel behalten die Oviducte in ihrem ganzen Verlaufe bei, bis sie in die Atrien einmünden. Hier erheben sich die kubischen Zellen zu hohen, ganz außerordentlich

schmalen Kelchzellen (Fig. 35, 36 *bx*), welche die Aufgabe haben, den Eiersack abzusondern. Der chromatinreiche Kern dieser Zellen liegt der Basalmembran sehr genähert und hat langgezogene, ellipsoidische Gestalt. Kurz nach der Einmündung des Oviducts ins Atrium sind die Kelchzellen zunächst noch niedrig, erheben sich dann aber plötzlich zu bedeutender Höhe, so dass sie einen ins Lumen des Atriums vorspringenden Verdickungsgrat bilden (bei *m* in Fig. 36). Dann halten sie sich auf bedeutender Höhe und kleiden das ganze, je nach dem Bildungszustand des Eiersacks verschieden gestaltete Divertikel aus.

Gegen das Ende desselben hin werden sie wieder niedriger und gehen in das Epithel des letzten Theiles der Genitalwege über, nämlich des schon erwähnten Ganges von der Form eines plattgedrückten Trichters. Dieser Gang besitzt histologisch die Beschaffenheit der Körperwandungen, seine Elemente sind die Hypodermiszellen und eine winzige Chitinauskleidung (Fig. 36 *a*).

Die Wandungen des manchmal im Atrium vorgefundenen Eiersackes sind zusammengesetzt aus zierlichen polygonal gegen einander abgeplatteten Säulchen (Fig. 36 *s*). Zunächst schienen mir diese Bildungen gewissermaßen eine Wiederholung der Struktur der Wandungen des Atriums darzustellen, indem jedes Säulchen einen von einer Kelchzelle ausgeschiedenen gelatinösen Stab gebildet hätte. An manchen Partien jedoch bildeten die Längsachsen der Säulchen einen Winkel mit denjenigen der Kelchzellen (Fig. 36 *w*); vielleicht hatte sich in diesen Fällen der Sack bei der Konservierung oder der Einbettung etwas verschoben. Der Sack hob sich mit einem zarten, aber doch sehr scharfen Kontour (Fig. 36 *c*) von den distalen Enden der Kelchzellen ab. Die Mündung des Sackes (Fig. 36 *m*) war deutlich erkennbar nach der Einmündungsstelle des Oviductes in das Atrium hin gerichtet und lag in der Gegend, wo die Kelchzellen gratförmig in das Lumen des Atriums vorspringen. Gegen die Ausmündungsstelle (nach der Genitalöffnung zu also) war der Sack blind geschlossen. Nach NUSSBAUM findet hier eine »Verlöthung« seiner Wandungen statt. Ich fand den Sack stets leer, zweifle aber nach den von den Autoren gemachten Befunden nicht daran, dass sein Zweck bei *Alcippe* derselbe ist, wie bei den Lepididen.

Nach NUSSBAUM's Entdeckung soll der Eiersack der Cirripeden feinste Durchbohrungen zum Durchtritt der Spermatozoen besitzen. Mir war es nicht möglich, diese Poren bei *Alcippe* aufzufinden; ein Eiersack, der gerade im Begriff gewesen wäre, sich von seiner Verbindung mit den weiblichen Genitalwegen loszulösen, gelangte mir

nicht zu Gesichte, eben bei einem solchen hätten die Durchtrittsporen für die Spermatozoen deutlich sein müssen. Die fertig gebildeten, in der Diskushöhle aufgefundenen Eiersäcke stellten stets vollkommen geschlossene, glashelle Membranen dar.

Das Zwergmännchen.

Der Entdecker von *Alcippe lampas*, HANCOCK, beschreibt nur das weibliche Thier.

DARWIN fand bei jedem genau untersuchten Weibchen an den Seitenrändern des Diskus, besonders an der sogenannten »upper projection« in der Gegend der Ursprungsstelle des Mantels, einige kleine, höchst eigenartige »*Epixoa*« auf, die er als Männchen von *Alcippe* erkannte und von denen er eine eingehende Schilderung entwirft. AURIVILLIUS giebt in seinen »Studien über Cirripeden« einige Notizen über die Genitalorgane des Männchens und beschreibt dessen Nervensystem zum ersten Male.

Im Folgenden will ich im Wesentlichen meine Beobachtungen auf das geschlechtsreife Zwergmännchen beschränken und diejenigen Befunde mittheilen, die ich während meines Aufenthaltes in Helgoland besonders an lebendem Material machen konnte.

Ich fand die Zwergmännchen meist zu drei bis vier Exemplaren an den beiden oberen Diskusrändern angeheftet. Funde von neun, zehn und sogar zwölf Stück waren keine Seltenheit, jedoch ist es mir nicht gelungen, die Männchen in so großer Zahl wie DARWIN (14) am Diskus eines und desselben Weibchens aufzufinden.

Allgemeine Körperform und Hohlraumverhältnisse. — Der Körper des Zwergmännchens hat im Allgemeinen die Gestalt einer bauchigen Flasche mit seitlich stark komprimirtem Hals (Figg. 38, 39). Der Hals ist in derjenigen Ebene, welche auf der Kompressionsrichtung senkrecht steht, nach unten gebogen. Am Grunde des Flaschenhalses entspringen von einer etwas ausgebuchteten Region zwei konische Höcker mit abgerundeter Spitze (Figg. 38, 39 H). (DARWIN: lateral lobes of the peduncle.) Die den stumpfen Winkel einschließende Partie der eingeknickten Flasche möge als Ventralseite bezeichnet werden, die den überstumpfen Winkel einschließende als Dorsalseite.

Oft stehen die Höcker der Ventralseite mehr genähert, als in der Figur angegeben ist. Überhaupt gilt von den Zwergmännchen, was bereits bei Besprechung der äußeren Körpergestalt des Weibchens hervorgehoben wurde, nämlich, dass die Gestalt der einzelnen Körperteile und deren Lageverhältnis zu einander sehr wechselnde,

und von mannigfachen äußeren Umständen abhängig sind. Die Höcker sind häufig in irgend einer Richtung abgeplattet, eben so der bauchige Theil der »Flasche«, eine bestimmte Regel aufzustellen, in welcher Richtung diese Abflachung erfolgt, ist nicht angängig. Deutlich erkennbar sind die Lageverhältnisse der Körpertheile überhaupt nur an lebenden Exemplaren. Bei jeder Konservirung treten so komplizierte Faltungen der zarten äußeren Membran und solche Schrumpfung ein, dass eine Übersicht unmöglich wird.

Mit DARWIN möge der abgeplattete Hals der »Flasche« als Capitulum (Figg. 38, 39 C), der Bauch als Pedunculus (Figg. 38, 39 P), die höckertragende Region als Lobenregion des Pedunculus bezeichnet werden. Der Name »Loben« für die lateralen Ausbuchtungen würde vielleicht besser durch »Höcker« ersetzt.

Am vorderen Ende des Capitulum hängt ein zarter, membranöser Lappen herab, ferner entspringen unter den beiden seitlichen Höckern die Haftantennen (Fig. 39 A); der Bau dieser Haftantennen weicht in keinem Punkte von demjenigen der Larvenantennen der Lepididen ab, die DARWIN beschrieben hat. Die Haftantennen bestehen aus drei Abschnitten. Vom Körper entspringt ein starkes, oft etwas ellbogenförmig eingeknicktes Basalglied; an dieses setzt sich als zweites »Segment« eine kleine zarthäutige Scheibe an. Als drittes Segment ist nach DARWIN ein kleiner, stäbchenförmiger, am Ende oft mit Bürstchen besetzter Anhang aufzufassen, welcher an der Grenze zwischen dem scheibenförmigen zweiten und dem ersten Segmente an der Oberseite entspringt und der rechtwinklig abzustehen scheint. Über die Cementdrüsen, die nach den neuesten Arbeiten bei den Komplementärmännchen der Skalpelle sehr entwickelt sind, vermag ich hier nur anzugeben, dass ich im Basaltheil der Haftantennen Andeutungen einer traubig-drüsigen Masse gesehen zu haben glaube. Sicher bin ich, dass im distalen Theile jeder Haftantenne ein feiner membranöser Kanal verläuft (Fig. 39 A: k). Dieser ist als Cementkanal zu deuten.

Über die Art, wie der Körper des Männchens in das Epithel des weiblichen Diskus eingesenkt zu sein pflegt (cf. Fig. 38), gaben Schnittserien von konservirtem Material Aufschluss. Man konnte erkennen, dass der Pedunculustheil bis zu den lateralen Höckern vollkommen in den Diskus des Weibchens eingegraben ist. Das Epithel des Weibchens bildet um den männlichen Pedunculus herum eine tiefe Tasche.

Durch kombinierte Messungen an lebenden Exemplaren fand ich:

Länge des Pedunculus 0,684 mm, Länge des Capitulum 0,61 mm (6—7 sehr verschiedenartig gestaltete, geschlechtsreife Exemplare).

Durch einen schmalen Spalt an der vorderen Kante des Capitulum (Fig. 39 s) gelangt man in einen Hohlraum im Innern des Thieres, welcher mit dem umgebenden Meerwasser in offener Kommunikation steht. DARWIN bezeichnet denselben als Mantelhöhle (»sack«). In seinem im Capitulum gelegenen Anfangstheil bildet dieser Hohlraum eine enge, nahe der dorsalen Kante des Capitulum gelegene Tube (Fig. 39 t).

In der Lobenregion erweitert sich diese Tube zu einem Hohlraum mit sehr dehnbaren Wandungen, über dessen Gestalt bestimmte Angaben nicht gemacht werden können, da dieselbe bei fast jedem Exemplar eine andere ist. Bei jugendlichen Stadien erstreckt sich dieser Hohlraum eine bedeutende Strecke in den Pedunculus hinein (Fig. 40 h). DARWIN sagt: »the whole inside of the body is freely open to the water«. Er ist nicht sicher, ob die im Pedunculus gelegenen Genitalorgane in einem besonderen getrennten Abschnitt liegen [they, (Genitalorgane) are attached to the ventral surface I believe in a separate partition].

An unverletzten lebenden Exemplaren konnte ich erkennen, dass der gesammte offene Hohlraum im Innern des Thieres nichts weiter darstellt als eine in ihrem Basaltheil stark erweiterte und dehnbare »Scheide für den Penis«. Am Grunde der Erweiterung entspringt der Penis (Figg. 39, 40 pe). Wichtig ist, dass das äußere Integument des Penis kontinuierlich in die Auskleidung des Hohlraumes übergeht. Liegt der Penis in vielen Windungen aufgeknäuelte in der Lobenregion des Pedunculus, so erscheint der Hohlraum hier sehr weit, wird er mehr hervorgestreckt, so schließt sich die Penisscheide dicht an den Penis an. Der enge tubenartige Endtheil der Penisscheide dient zur Führung des Penis bei der Begattung.

Will man das Zwergmännchen mit einem normalen Cirripeden in Vergleich setzen, so wird man zu bezeichnen haben:

- 1) Den Penis, besonders dessen Basis, als den eigentlichen Körper des Thieres;
- 2) den Hohlraum, in welchem der Penis liegt, die Penisscheide also, als die Mantelhöhle;
- 3) alles Übrige als Mantel (Capitulum) mit Ausbuchtung zur Aufnahme der Genitalorgane (Pedunculus).

Genitaltractus. — Die vollkommen glashelle Beschaffenheit der äußeren Körperdecken macht es möglich, durch Beobachtungen an

lebenden Objekten ein vollkommenes Bild von der inneren Organisation des Zwergmännchens zu gewinnen und auch alle sich in seinem Innern vollziehenden Bewegungen zu beobachten.

Am Grunde des Pedunculus, der Ventralseite genähert, liegt der große unpaare Hoden (Fig. 39 *ho*). Sein Durchmesser beträgt 0,173 mm. Der Hoden hat die Gestalt einer Kugel, deren Wandungen in unregelmäßiger Weise hier und da etwas abgeplattet sind. Nach oben hin setzt sich an den Hoden mit einer seichten Einschnürung die keulenförmige Vesicula seminalis (Fig. 39 *vs*) an, welche sich weiter nach oben hin, sich allmählich verjüngend, in das eigentliche Vas deferens fortsetzt. Dieses zieht weit bis in die Lobenregion des Körpers hinein, biegt sich in seinem Endtheil meist hakenförmig zurück und geht in später näher zu besprechender Weise in den proximalen Theil des Penis über. (Länge der Vesicula seminalis + Vas deferens 0,41 mm.) Der Penis liegt meist aufgerollt in der proximalen Erweiterung der Penisscheide; er ist tänienartig abgeplattet, wird aber nach seinem Ende zu mehr drehrund. (Großer Durchmesser des Penis im distalen Theil 0,021 mm, im proximalen Theil 0,079 mm; kleiner Durchmesser des Penis etwa 0,013 mm.) Über die Länge des Penis lässt sich keine bestimmte Angabe machen, sie wechselt je nach dem Erektionszustand desselben. Es ist mir nur einmal gelungen, ein lebendes Männchen zu beobachten, dessen Penis sich gerade im Zustande der Erektion befand; ich konnte feststellen, dass das Männchen den Penis bis um das $3\frac{1}{2}$ fache seiner eigenen Körperlänge aus dem Capitulum hervorstrecken vermag.

Schon am lebenden Material vermag man sich über den inneren Bau des Testikels einige Rechenschaft abzulegen (Fig. 39 *ho*). Die Färbung des Testikels ist bräunlich-gelb, seine Wandungen sind mit kalottenförmigen bis konischen Häufchen einer farblosen, hyalinen Substanz belegt, von welcher aus man Bündel zarter Fasern ausstrahlen sieht, welche alle nach dem Mittelpunkt des Hodens konvergiren. Die hyalinen Häufchen sind Gruppen von Spermatocyten, die Fasern sind die Schwänze der unreifen Spermatozoen. Deutlicher treten diese Verhältnisse nach Konservierung und nachträglicher Färbung mittels Karmin oder besser Hämatoxylin (nach GRENACHER) hervor. Man sieht bei einem Gesamtpräparat des Hodens (Fig. 41) die Wandung mit Gruppen sehr großer, dicht neben einander liegender Zellkerne (Fig. 41 *sg*) belegt, diese Gruppen treten etwa in Zahl von 15—20 auf und haben ovale Gestalt. Die Zellkerne sind so chromatinreich, dass sie noch tief blauschwarz gefärbt erscheinen

(GIESON'sche Methode), wenn schon alle Gewebe des Weibchens, an dem das betreffende Männchen sitzt, sehr stark entfärbt und differenziert erscheinen. Schnitte durch den Hoden liefern weiteren Aufschluss.

Den Hoden umhüllt eine feine, bindegewebige Tunica propria (Fig. 42 *b*) mit einzelnen Kernen. Die Haufen von Spermatomutterzellen sind, wie man jetzt wahrnehmen kann, deutlich kegelförmig und wenden ihre Spitze dem Centrum des kugelförmigen Hodens zu. Im distalen, der Wandung des Hodens anliegenden Theil sind die Zellkerne der Spermatomutterzellen am größten, länglich oval und mit ihrer langen Achse in tangentialer Richtung orientirt. Gegen die Mitte des Hodens zu sieht man, wie die großen Kerne der Spermatomutterzellen in mehrere Theilstücke zerfallen und hierdurch die Köpfe der unreifen Spermatozoen liefern. Oft kann man an der Spitze des kegelförmigen Spermatogonienhaufens bereits das ganze Spermatozoon, bestehend aus Köpfchen und Schwanztheil, erkennen (Fig. 42). Zu detaillirter Untersuchung in Betreff der Spermatogenese war das Material wegen der Kleinheit der Objekte schlecht geeignet. Im Großen und Ganzen scheint die Anordnung der Elemente im Hoden des Zwergmännchens dieselbe zu sein wie diejenige in den Hodenfollikeln der hermaphroditischen Cirripeden, über deren Spermatogenese die Arbeit NUSSBAUM's ausführlichen Aufschluss giebt.

Die Spermatozoen selbst sind leicht aus lebendem Material zu erhalten. Man kann meist durch leichten Druck auf das Deckglas die Spermatozoen schon aus dem freien Ende des Penis hervordrücken. Ich fand drei verschiedene Typen von Spermatozoen auf, welche jedoch durch alle Übergänge mit einander verbunden waren (Fig. 43). Die erste Form zeigte noch deutlich die Trennung in birnförmiges Köpfchen und Faden oder Schwanz (Fig. 43 *a*). (Länge des Köpfchens $8\ \mu$, des Fadens annäherungsweise $90\ \mu$.) Dann fand ich Spermatozoen, deren Köpfchen auch nach dem vorher stumpf abgerundeten Ende hin in einen fein zugespitzten Faden ausgezogen war (Fig. 43 *b*), weiterhin erschien das Köpfchen nur noch als kleine spindelförmige Verdickung in dem an beiden Enden fein zugespitzten Fadentheil. Diese Verdickung verlor sich dann bis auf einen geringen Rest (Fig. 43 *c*), so dass schließlich der letzte Zustand des Spermatozoons als einfach fadenförmiger Körper erschien (Fig. 43 *c*₁). In dem Falle, wo das Männchen seinen Penis erigirt aus dem Capitulum hervorgestreckt hatte, fand sich die Vesicula seminalis leer und stark zusammengefallen. Es war nun festzustellen, dass sich im Hoden nur noch Spermatozoen mit Köpfchen befanden, dass also diese das

Jugendstadium der Spermatozoen, das einfach fadenförmige dagegen das reife Spermatozoon darstellt.

Die vorher mitgetheilten Befunde über die Entstehung des Spermatozoons im Hoden bestätigen diese Befunde nach lebendem Material.

Alle Spermatozoen, die ich künstlich aus dem Männchen hervorpresste, auch die der Vesicula seminalis entstammenden, fadenförmigen, waren vollkommen unbeweglich. Es erscheint dies um so auffallender, als die Spermatozoen von *Lepas* z. B. als außerordentlich beweglich dargestellt werden. LACAZE-DUTHIERS beschreibt allerdings für die von ihm entdeckte *Laura Gérardiae* unbewegliche Spermatozoen, doch möchte ich für den hier vorliegenden Fall die Vermuthung aufstellen, dass die Spermatozoen im Moment der Ejaculation erst Beweglichkeit erlangen. Leider konnte ich in oder an den Eilamellen des Weibchens, von dem das oben beschriebene Männchen mit erigirtem Penis stammte, keine Spermatozoen auffinden, da durch unglücklichen Zufall dieses weibliche Exemplar beim Zertrümmern der *Buccinum*-Schale vollkommen zerrissen war und daher die Trübung durch die austretende Blutflüssigkeit keine Übersicht mehr gestattete.

AURIVILLIUS bildet zwei Stadien von Spermatozoen ab und sagt, dass »die ovale Spermazelle (das Köpfchen) entweder am Ende des Fadens liege, oder etwas vom Ende entfernt sei«. Er scheint also nur die Spermatozoen des Hodens in Betracht gezogen zu haben.

Die dem Hoden mit breiter Basis aufsitzende Vesicula seminalis lässt beim lebenden Männchen deutlich die in langen Zügen angeordneten reifen Spermatozoen in Form einer zierlichen Längsstreifung erkennen. Sie ist, wie der Hoden, von gelblicher Färbung. Ihre Wandung besteht zunächst aus der schon auf dem Hoden angetroffenen Bindegewebsschicht, welcher aber hier nach außen hin Bündel cirkulär angeordneter, äußerst feiner Muskelfibrillen aufgelagert sind (cf. Fig. 39 vs).

Der Zweck dieser Muskelbündel ist ohne Frage, die in der Vesicula seminalis liegenden Spermatozoen bei der Ejaculation in den Penis vorzutreiben.

Dieser Vorgang ist beim Zwergmännchen von *Alcippe* also ein aktiver, im Gegensatz zu den auch sonst in vielen Beziehungen abweichend gebauten Komplementärmännchen der Skalpelle, wo sich die Austreibung der Spermatozoen aus ihren Bereitungsstätten nach GRUVEL's Untersuchungen »par vis a tergo«, passiv, vollzieht.

In ihrem distalen Theile verjüngt sich die Vesicula seminalis in Form eines Flaschenhalses in das Vas deferens, welches als dünne

bindegewebige Röhre nach der oben beschriebenen hakenförmigen Umbiegung in den proximalen Theil des Penis übergeht.

Die Muskulatur des außerordentlich beweglichen Penis ist quergestreift. Die eigentliche Basis des Penis (Fig. 39 *bp*), in die das Vas deferens eintritt, ist durch zwei, drei oder auch mehr kräftige Bündel sehr schön quergestreifter Muskelfibrillen mit der äußeren Wand des Capitulum verbunden, meist etwa in der Gegend, wo sich dieses in die Lobenregion fortsetzt. (Niemals jedoch mehr im distalen Theil des Capitulum, als dies in Fig. 39 angegeben ist.) Diese Muskelbündel gehen wie einige der stärksten Wurzeln eines Baumstammes von dem proximalen Ende des Penis aus (Fig. 39 *bp*) und bilden durch ihre Befestigung an der äußeren Körperwandung das Punctum fixum für die Zurückziehung des Penis in die Scheide. Ich konnte beim lebenden Thiere deutlich wahrnehmen, wie diese Muskelbündel sich plötzlich unter erheblicher Zunahme ihres Durchmessers kontrahirten und wie auf diese Weise der Penis in die Scheide zurückschnellte. Die in Rede stehenden Muskelbündel setzen sich nach zwei- bis dreimaliger Gabelung oder Aufspaltung an die Chitinwandung an und gehen andererseits kontinuierlich in die Längsmuskulatur des Penis über. Diese Längsmuskulatur ist im proximalen Theil des Penis am stärksten entwickelt; gegen die Spitze des Penis hin wird sie schwächer und ist schließlich nur noch als ein System äußerst feiner Längsfaserzüge nachweisbar. DARWIN: »it (penis) is furnished with delicate voluntary muscles, arising from the body round its basis, but too fine to be traced to the apex«.

Der Penis selbst (Figg. 44, 45) setzt sich aus folgenden Elementen zusammen: einer Chitintunica, die kontinuierlich in die Auskleidung der Penisscheide übergeht, einer Ringmuskelschicht, einer Längsmuskelschicht, einem Ductus ejaculatorius in Gestalt einer membranösen Röhre.

Die Chitintunica (Figg. 44, 45 *ch*) ist äußerst zart und trägt als Anhänge im distalen Theil häufiger werdende, nach vorn gewandte Borsten, die ziemlich regelmäßige Abstände einhalten. Die Spitze des Penis ist mit einem Büschel von zwei langen und vier kürzeren Borsten besetzt (Fig. 44 *b*).

Die äußerlich deutlich wahrnehmbare Ringelung des Penis wird durch Bündel zarter Ringmuskeln veranlasst (Figg. 44, 45 *mc*). Diese sind am stärksten im distalen Theil des Penis, nach dessen Basis zu werden sie schwächer und verlieren sich schließlich gänzlich.

Auf diese Ringmuskeln folgt die Längsmuskelschicht, welche

ihren Ursprung in letzter Linie von der Körperwandung nimmt, und welche bereits beschrieben wurde. Auf die Längsmuskeln folgt ein in der Achse des Penis gelegener Hohlraum (Figg. 44, 45 *h*), der an der Basis am weitesten ist und sich nach der Penisspitze zu verjüngt. Locker eingebettet in diesen Hohlraum liegt der Ductus ejaculatorius, eine direkte Fortsetzung des Vas deferens. Er zeigt im Ruhezustand des Penis mannigfache Knickungen und Falten (Figg. 44, 45 *dej*), so dass er in wellenförmig geschlängelter Verlauf durch den Penis hinzuziehen scheint. Beobachtet man jedoch ein Längerwerden des Penis durch Kontraktionen seiner Ringmuskulatur, so sieht man, wie diese Knicke und Faltungen sich ausglätten und wie der Ductus ejaculatorius nunmehr in ziemlich gestrecktem Verlauf durch das verengte Lumen des Penis hinzieht. Bei der großen Verlängerungsfähigkeit des Penis scheint dieser Mechanismus deswegen von Nöthen zu sein, weil der membranöse Ductus ejaculatorius, wenn er in die Peniswandungen fest eingeschlossen wäre, der Längsdehnung nicht zu folgen vermöchte.

Es bleibt noch übrig, etwas über die hochgradige Beweglichkeit des Penis zu sagen. Es ist mir kein lebendes Zwergmännchen zu Gesicht gelangt, dessen Penis sich nicht in beständiger Bewegung befunden hätte. Auch der aufgerollte Penis zeigte intensive zuckende, drehende und gleitende Bewegungen; im proximalen Theil der engen Penistube des Capitulum lag häufig das Ende des Penis vorn umgeschlagen (cf. Fig. 39), an diesem Theil des Penis konnten die intensivsten Bewegungsformen bemerkt werden. Das Männchen, dessen Penis normaler Weise erigirt war, zeigte die Bewegungsfähigkeit dieses Organs am deutlichsten; der weit aus dem Capitulum hervorgestreckte Penis führte kräftige schlagende Bewegungen nach allen Seiten hin aus und glitt in kurzen Zeitabständen in der Penistube hin und her.

Selbst der an seiner Basis mittels feiner Präparirnadeln isolirte Penis zeigte noch die intensivsten Bewegungsformen; häufig noch stundenlang, und in einem Falle sogar während eines Zeitraums von $5\frac{1}{2}$ Stunden.

Der um die zwei- bis dreifache Länge des gesammten Thieres aus dem vorderen Schlitz des Capitulum hervorgestreckte Penis, der somit eine Gesammtlänge von 2,5 bis 3 mm zu erreichen vermag, kann sehr wohl zwischen den Lippenrändern des Weibchens hindurch eine beträchtliche Strecke weit in dessen Mantelhöhle eingeführt werden. Da nun die Beschaffenheit des weiblichen Genitalapparates

derjenigen dieses Organsystems bei den hermaphroditischen Cirripeden außerordentlich gleicht, besonders aber die Bildung des Eiersackes dieselbe ist, so liegt kein Grund dagegen vor, anzunehmen, dass auch bei *Aleippe* die Spermatozoen am Eingang in das Atrium des weiblichen Oviductes deponirt werden (NUSSBAUM, Befunde an hermaphroditischen Cirripeden), und dass sich die Befruchtung durch Eindringen der Spermatozoen in den mit reifen Eiern gefüllten, aus dem Atrium hervortretenden Eiersack vollzieht.

Außer der mit dem Genitaltractus in direktem Zusammenhang stehenden Muskulatur treten beim Zwergmännchen noch zwei Gruppen von Muskeln auf, deren Zusammenhang mit der Genitalfunktion ein indirekter ist.

Zwischen der ventralen Kante des Capitulum und der der dorsalen Kante hier genäherten Penistube findet sich ein System von regelmäßig angeordneten, mit der Ventralkante einen Winkel bildenden Faserzügen (cf. Figg. 39, 47), die einander ziemlich parallel verlaufen und welche die auch von DARWIN gezeichnete, höchst charakteristische Streifung dieser Region veranlassen. DARWIN lässt die Frage offen, ob es sich hier um glatte (striae-less) Muskeln oder um Bindegewebsfibrillen handelt, neigt aber letzterer Ansicht zu, da das frei hervorragende Capitulum einer inneren Festigung durch starke Bindegewebszüge bedürfe. Schon an lebendem Material konnte ich diese Fasern als Muskeln erkennen. Ich sah nämlich bei manchen (etwa 25—30 von 200) Exemplaren die Fasern sehr deutlich wahrnehmbare Kontraktionen ausführen und dadurch eine Bewegung des distalen Theiles der Penistube nach unten hin veranlassen. Da der Penis bei diesen Exemplaren vollkommen zurückgezogen war, so konnten diese Bewegungen nicht durch die vorbeschriebenen zuckenden Bewegungen des Penis veranlasst sein. Nach Behandlung mittels Farbstoffen zeigten diese Fasern das Bild außerordentlich zart quer-gestreifter Muskelbündel (Fig. 47 *mf*), die an beiden Enden sehr fein in die einzelnen Fibrillen aufgefasert erschienen, so dass sie sich mit einem pinsel- oder fächerförmigen Büschel an die Außenwand sowohl als auch an die Penistube ansetzten. Die Bündel waren manchmal bis zu ihrer mittleren Partie aufgespalten, so dass sie verzweigt erschienen; es lagen ihnen in der umgebenden Scheide mehrere große, ovale, ziemlich chromatinreiche Kerne an.

Ich will hier bemerken, dass es mir nur bei sehr wenigen Exemplaren gelang, die Querstreifung der Muskelzüge im Capitulum nachzuweisen. Diese Exemplare waren der Einwirkung des Färbe-

mittels sehr lange Zeit (ein Jahr etwa) ausgesetzt gewesen. Es konnten für diese Exemplare jedoch absolut keine Zweifel am Vorhandensein einer zwar zarten, aber doch deutlichen Querstreifung in ziemlich weiten Abständen, bestehen.

Der Zweck dieser im Capitulum gelegenen Muskeln dürfte sein, die Penistube nach vorn-unten zu ziehen und dadurch den erigirten Penis nach unten zu bewegen.

Eine zweite Gruppe von Muskeln finden wir in der Lobenregion des Körpers, an der Innenseite der Chitinmembran, und zwar umziehen diese Muskelbündel in Gestalt zweier an der Ventralseite nicht zum Verschluss gelangender Reifen die direkt unter den Loben liegende etwas ausgebuchtete Region des Körpers (Fig. 38 *mr*). Der oberste Reifen pflegt aus vier bis fünf einander stark genäherten Ringmuskelbündeln zu bestehen, der untere aus sechs. Diese Bündel sind an ihren ventralwärts gerichteten Endigungen sehr fein fächerartig aufgespalten in ihre einzelnen Primitivfibrillen (Fig. 48 *mr*), sie sind schwach quergestreift und weisen somit ihrer histologischen Beschaffenheit nach große Ähnlichkeit mit der vorbeschriebenen Gruppe von Muskeln auf.

Ob DARWIN die Streifung an diesen Muskelringen bereits bemerkt hat, lasse ich dahingestellt, vielleicht deutet eine Stelle in seiner Abhandlung darauf hin (*»some of these muscles present a singular chain-like appearance by being strangled at intervals«*). Was ihre Bedeutung anlangt, so glaube ich, dass sie durch ihre Kontraktionen helfen, den Penis aus der Lobenregion hervorzupressen (DARWIN).

Nervensystem. — Das Nervensystem wurde von AURIVILLIUS entdeckt. Auf der Vesicula seminalis liegt an der Ventralseite und zwar meist in derjenigen Gegend, wo sie sich in das Vas deferens zu verjüngen beginnt, ein großes Ganglion (Figg. 39, 49 *g*₁), welches stark in die Länge gezogen erscheint und dessen Längsachse derjenigen des ganzen Thieres parallel ist. In der Mitte etwa zeigt dieses Ganglion eine tiefe Kerbe, welche es in zwei hinter einander liegende Theile theilt. Der nach unten (dem Grunde des Pedunculus) zugekehrte Theil ist etwa birnförmig, glatt; der obere Theil zeigt eine seichte Einschnürung. Von dem unteren Theile geht ein dünner Nerv aus bis in die Gegend des Auges, an der Grenze zwischen Hoden und Vesicula seminalis. Hier setzt er sich in ein großes Ganglion opticum (Figg. 39, 49 *g*₂) von bei verschiedenen Thieren etwas wechselnder Form fort; meist ist dieses annähernd von der halben Größe des Hauptganglions, kann aber auch fast dessen Umfang er-

reichen. So groß, wie es AURIVILLIUS für das erwachsene Zwergmännchen abbildet, konnte ich es niemals auffinden. Das Ganglion opticum hat Keulenform; das Auge saß in allen mir zur Beobachtung gelangenden Fällen direkt dem stumpfen Ende der Keule auf. Es bestand aus einem Häufchen dunkelrothen bis schwarzen Pigments ohne Linsenbildung. Einen besonderen Augenstiel mit rothem Pigment, (AURIVILLIUS) konnte ich nicht auffinden. Manchmal liegt das Auge und das Ganglion opticum auch an der Übergangsstelle zwischen Hoden und Vesicula etwas seitlich verschoben, so dass der Nervus opticus einen halben Umgang um die Vesicula seminalis beschreiben muss (Fig. 49). Der obere Theil des großen Hauptganglions setzt sich in einen starken Nerven fort, der das Vas deferens bis zu dessen Eintritt in den muskulösen Basaltheil des Penis begleitet und der noch eine kurze Strecke weit im Penis verfolgt werden konnte (Figg. 39, 49 *np*). Weitere abtretende Nerven wurden nicht beobachtet.

Eine Verbindung zwischen dem Nervensystem und dem später zu beschreibenden räthselhaften orangegelben Organ, wie eine solche aus einer von AURIVILLIUS gegebenen Zeichnung hervorzugehen scheint, ist nicht vorhanden.

Im Allgemeinen stimmen meine Befunde mehr mit der von AURIVILLIUS für das Nervensystem des »jüngeren Individuums« Taf. VI, Fig. 7 gegebenen Zeichnung überein als mit demjenigen Bilde, das er vom Nervensystem des erwachsenen Männchens in Text und Abbildung giebt.

Die histologische Beschaffenheit des Nervensystems dürfte derjenigen des weiblichen Exemplars entsprechen (Fig. 50).

Ich fand auf Schnitten durch das große Ganglion peripher angeordnete Ganglienzellen, in der Mitte des Ganglions Faserzüge und Punksubstanz.

Für die einzelnen Theile des Nervensystems des Männchens Homologa bei demjenigen des Weibchens zu finden, ist sehr schwierig. Ein Homologon zum ventralen Hauptganglion des Weibchens findet sich sicher nicht; das in zwei hinter, nicht neben einander liegende Theile zerfallende Hauptganglion des Männchens mit dem Hirnganglion des Weibchens zu vergleichen, erscheint ebenfalls misslich, obgleich dieses letztere vielleicht aus dem Grunde angebracht wäre, weil das Hirn beim Weibchen ebenfalls den Diskus und damit die Genitalorgane innervirt.

Das Nervensystem des Komplementärmännchens der Skalpelle bietet ebenfalls kein günstiges Vergleichsobjekt, da sich bei diesen

zweifellos höher organisirten Formen noch ein doppeltes Hirnganglion und eine thorakale Ganglienmasse unterscheiden lassen, deren Verbindung allerdings zweifelhaft ist (GRUVEL).

Übrige Organisation.

Die Hypodermis, welche die glashelle äußere Chitinbekleidung und auch die Chitinauskleidung der Penisscheide liefert, ist außerordentlich dünn und auf Schnitten nur als zarte, der Chitinhaut innen anliegende Membran erkennbar. An gefärbten Gesammtpräparaten konnte man in regelmäßigen Abständen von einander liegende, ziemlich große längliche Zellkerne an der Innenseite der Chitintunika, jedoch keine deutlichen Zellgrenzen der Hypodermiszellen erkennen.

Von der Chitinwandung ziehen zum Genitaltractus und zur Penistube hin äußerst zarte, oft verzweigte Züge von Bindegewebsfibrillen. Das Körperinnere findet sich erfüllt von einer Masse kreisrunder, in der Größe etwas variirender Fetttropfen von bläulicher bis gelber Farbe. Bei jüngeren Exemplaren waren die Fettmassen besonders reichlich entwickelt, hauptsächlich in der Nähe des Genitaltractus. (In der Fig. 39 sind der Deutlichkeit wegen nur einige Fetttropfchen angegeben.)

Es ist jetzt eines räthselhaften Organs zu erwähnen, das sich konstant in der Nähe des Nervensystems, jedoch nicht mit diesem in Verbindung stehend, vorfindet. AURIVILLIUS bezeichnet es als »ein gerundetes Organ, bei welchem in der Mitte eines feinkörnigen Lagers eine sackförmige Bildung grobkörnigen gelben Inhaltes liegt«.

Das Organ (Fig. 39 *og*, Fig. 51) hat regelmäßig kugelförmige Gestalt. Im Centrum finden wir eine wiederum kugelförmige Bildung von glänzend orangegelber Farbe; es finden sich in dieser öltropfenartigen Centralkugel einige dunkle, faserige Bestandtheile. Der Radius der Centralkugel ist etwa gleich der Hälfte des Gesamtradius, sie wird umgeben von einer Randzone sehr stark lichtbrechender, farbloser, kreisrunder Klümpchen, die den Eindruck von Flüssigkeitstropfen machen. Im Kontakt mit dem freien Seewasser zerfließt das Organ nicht, jedoch zergeht es schnell in Alkohol oder Süßwasser.

Über die Beziehungen dieses Organs zu den Lebensprocessen des Zwergmännchens vermag ich keinen Aufschluss zu geben.

Im ganzen Körper des Zwergmännchens verstreut fand ich ferner ein lebhaft karminrothes Pigment (Fig. 39 *pi* und Fig. 52). Das Pigment war bei manchen Exemplaren in größerer, oft nur in sehr geringer Menge vorhanden, doch ist mir kein Zwergmännchen zu

Gesicht gelangt, dem das Pigment gänzlich gefehlt hätte. Es fand sich übrigens auch schon in der angehefteten Cyprispupe des Zwergmännchens. Das Pigment bildete an den verschiedensten Stellen des Körpers höchst unregelmäßig gestaltete rothe Flecken. Bei genauerer Untersuchung stellten sich diese Flecken als Häufchen von karminrothen Körnchen dar, deren Gestalt unregelmäßig polyedrisch war und deren Größe zwischen 2 und 10 μ schwankte. Oft begleiteten die Pigmentgruppen die feinen Bindegewebszüge, dann waren sie der inneren Körperwandung angelagert und manchmal traten sie selbst an oder in den größeren Fetttropfen auf.

Über die Bedeutung dieses durch seine absolut regellose Vertheilung im Körper des Männchens höchst merkwürdig erscheinenden Pigments konnte ich keinen Aufschluss erlangen, an den einzelnen Partikelchen war keine zellige oder irgend eine andere Struktur nachweisbar.

Wie schon bei Besprechung des gelben Organs angedeutet wurde, stieß die Konservirung dieser äußerst zarten, theils nur durch ihre Färbung unterscheidbaren, theils in Form von Flüssigkeitstropfen auftretenden Bildungen im Körper des Zwergmännchens auf unüberwindliche Schwierigkeiten. Man war für die Untersuchung der zuletzt besprochenen Details auf lebendes Material angewiesen. Zur Konservirung und nachträglichen Behandlung nach den gebräuchlichen histologischen Methoden eigneten sich nur der Hoden, das Nervensystem und die Muskulatur des Zwergmännchens, alle übrigen Details erwiesen sich als durch die Anwendung jeglicher Konservierungsflüssigkeit verwischt oder gänzlich zerstört. Es lag dies nicht etwa an der unrichtigen oder schlechten Beschaffenheit der zur Anwendung gelangenden Konservierungsmittel: die weiblichen Exemplare, an denen die konservirten Männchen angeheftet saßen, erwiesen sich durch die Fixirung mittels Sublimat-Eisessig z. B. als völlig hinreichend konservirt und lieferten gute histologische Bilder.

Allgemeines. — Der Name (*short-lived males*), den DARWIN den von ihm entdeckten Zwergmännchen gegeben hat, deutet auf eine physiologische Eigenthümlichkeit dieser merkwürdigen Wesen hin; es ist dies ihre kurze Lebensdauer. Stets finden sich am Diskus jedes Weibchens neben gewöhnlich drei bis vier an jeder Seite angehefteten lebenden Zwergmännchen die Haftantennen derjenigen Individuen, welche innerhalb derselben Häutungsperiode dem Weibchen angesessen haben müssen. Ich fand oft an jeder Seite sechs bis sieben Paare von Antennen innerhalb einer Häutungsperiode schon

abgestorbener Männchen. Bei dem Mangel jeglicher Organe zur Stoffaufnahme ist die kurze Lebensdauer der Männchen nicht verwunderlich. Die Größe des geschlechtsreifen Zwergmännchens überschreitet diejenige des Nauplius kaum oder gar nicht, die geringen Wachstumsvorgänge (Ausbildung des Genitaltractus und damit in Verbindung des Pedunculus) dürften sich auf Kosten des besonders im Jugendstadium reichlich angehäuften Nährmaterials (Fetttröpfchen) vollziehen.

Der Nauplius des Zwergmännchens und sein fixirtes Cyprisstadium unterscheiden sich in nichts von den gleichen Entwicklungsstadien der Weibchen. Wenigstens habe ich unter einem Satz Nauplien, den ich 3 Wochen lang lebend erhalten konnte, keinen einzigen gefunden, der sich von den anderen unterschieden hätte. Somit dürften Männchen und Weibchen aus genau gleichen Jugendstadien (Ei, Nauplius, Puppe) hervorgehen.

Wenn es GRUVEL (*Étude du mâle complém.*) höchst unwahrscheinlich erscheint, dass aus gleichen Eiern, die mit gleichen Spermatozoen befruchtet sind, so verschiedene Wesen hervorgehen sollten, wie es das hermaphroditische Scalpellum und die Komplementärmännchen der gleichen Art sind, so ist der hier vorliegende Fall doch noch viel verwunderlicher, weil bei *Alcippe* der Geschlechtsdimorphismus noch viel ausgeprägtere Form annimmt als bei den Scalpellen. GRUVEL stellt die Theorie auf, dass die Komplementärmännchen sich aus solchen Eiern entwickeln, die auch von Komplementärmännchen befruchtet sind, während die Hermaphroditen aus Eiern entstanden sind, die von Hermaphroditen befruchtet wurden. Für *Alcippe* kann eine ähnliche Erklärung nicht in Frage kommen, da zweifellos Gonochorismus vorliegt, wir müssen also annehmen, dass sich Männchen wie Weibchen aus genau den gleichen auf gleiche Weise entstehenden und befruchteten Eiern entwickeln.

In den Monaten August bis Oktober, wo ich Gelegenheit hatte am Meere Untersuchungen anzustellen, traten die Zwergmännchen vollkommen gleichmäßig auf und ich vermurthe, dass dies während des übrigen Theiles der warmen Jahreszeit eben so der Fall ist. Von einem periodischen Auftreten der Zwergmännchen kann wohl nicht die Rede sein, wenigstens fand ich stets Männchen in allen möglichen Entwicklungsstadien an den Diskus eines und desselben Weibchens angeheftet.

Berlin, im November 1902.

Litteraturverzeichnis.

- A. HANCOCK, Aleippe lampas. *Annals and Mag. of Natur. History.* (2.) Vol. IV. 1849.
- CHARLES DARWIN, A Monograph on the subclass of Cirripedia. Ray Society. 1851 und 1854.
- R. KOSSMANN, Suctoria und Lepadidae. *Arbeiten im zool.-zootom. Institut der Universität Würzburg.* N. F. Bd. V. 1873.
- GERSTÄCKER BRONN), Die Klassen und Ordnungen der Arthropoden, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. Abth. I. Crustacea. I. Hälfte. Leipzig und Heidelberg 1865—1879.
- CHARLES DARWIN, On the males and complemental males of certain cirripedes and on rudimentary structure. »Nature.« VIII. 1873.
- F. C. NOLL, Über Kochlorine hamata, ein bohrendes Cirriped. *Diese Zeitschr.* Bd. XXV. 1875.
- LACAZE-DUTHIERS, Histoire de la Laura Gérardiae, type nouveau de crustacé parasite. *Archives de Zool. expér. et gén.* Tome VIII. 1879—1880.
- KÖHLER, Recherches sur la structure du système nerveux chez les Cirripèdes. *Revue biologique du Nord de la France.* Lille 1889.
- FR. NANSEN, The structure and combination of the histological elements of the central nervous system. *Bergens Museums Aarsberetning* for 1886.
- E. TOPSENT, Contribution à l'Étude des Clionides. Thèses présentées à l'Ac. d. Sc. Poitiers, Topographie Oudin. 1888.
- R. KÖHLER, Recherches sur l'organisation des cirripèdes. *Arch. de Biologie.* Tome IX. 1889.
- M. NUSSEBAUM, Anatomische Studien an californischen Cirripeden. Bonn 1890.
- KORSCHOLT und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere. Spec. Theil. Heft 2. Jena 1892.
- GRUVEL, Contribution à l'étude des Cirripèdes. *Arch. de Zoologie expér. et gén.* (3.) Tome I. 1894. — Sur le développement du rein et de la cavité générale chez les Cirripèdes. *Comptes rend. à l'Ac. d. Sc.* Tome CXIX. 1895. — Sur quelques points de l'histologie des muscles des cirripèdes. *Compt. rend. à l'Ac. d. Sc.* Tome CXXIII. — Étude du mâle complémentaire de *Scalpellum vulgare*. *Arch. de Biologie.* Tome XVI. 1900.
- TH. T. GROOM, On the early development of cirripedes. *Philosoph. Transactions of the Royal Society.* Vol. CLXXXV. 1894.
- C. W. S. AURIVILLIUS, Studien über Cirripeden. *Kongl. Svenska Vet. Akad. Handl.* XXVI. Stockholm 1894. — Zur postembryonalen Entwicklung der Lepadiden. *Ofvers. Kongl. Vet. Akad. Förh.* Aårg. L. Stockholm 1893.
- N. KNIPOWITSCH, Sur le groupe des Ascothoracidae. *Arch. de Zool. expér. et gén.* III. T. I. No. 2. Notes et Revue. p. XVIII—XIX. 1893.
- H. FOL, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. Leipzig 1896.
- W. WELTNER, Die Cirripeden Helgolands. *Wissensch. Untersuchungen*, herausgeg. von der Kommission zur Untersuchung deutscher Meere. Kiel und Biol. Anstalt Helgoland. N. F. II. Bd. p. 437—447. 1897.

DUBOSQ. Sur l'évolution de la testicule chez la sacculine. Extrait des Arch. d. Zool. exp. et gén. Notes et Revue. No. 2. 1901.

W. BIEDERMANN. Untersuchungen über den Bau und die Entstehung der Molluskenschalen. Jen. Zeitschr. für Naturwissenschaft. Bd. XXXVI. 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIX—XXII.

Fig. 1. Körper eines erwachsenen Weibchens. Nach einem Macerationspräparat. Vergr. 20.

K, Kopftheil; *kx*, Kopfpapfen; I, II, III, IV, V, VI, die sechs Thorakalsegmente; *c*₁, Mundcirren; *c*₂, *c*₃, *c*₄, die übrigen Thorakalcirrenpaare; *x*, die flache Kerbe im I. Thorakalsegment; *h*₁, *h*₂, die Höcker zwischen dem zweiten, bezw. dritten Cirrenpaar; *t*, Ansatzstelle des Maxillenstiels; *m*, die Mundwerkzeuge; *U*, die Ursprungsstelle des Mantels.

Fig. 2. Hinteres Körperende eines sehr jungen Weibchens. Theils nach einem Gesamtpreparat, theils nach der mitgegebenen Schnittserie rekonstruiert. *a—g*, die einzelnen Transversalschnitte, nach denen die Rekonstruktion ausgeführt wurde.

Bezeichnungen im Übrigen wie in Fig. 1.

Fig. 3. Einer der kissenförmigen Auswüchse des zweiten, bezw. dritten Cirrenpaares. Nach einem Gesamtpreparat. Vergr. 80.

*s*₁, der kissenförmige Anhang; *s*₂, das unterste der zwei letzten Cirrenglieder, die neben dem kissenförmigen Anhang auf dem zweiten Cirrengliede zu entspringen scheinen.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch einen der kissenförmigen Anhänge. Vergr. 80.

i, die Innenfläche des zweiten Cirrengliedes, an welcher der kissenförmige Anhang eine Ausbuchtung darstellt.

Fig. 5. Ein lebendes geschlechtsreifes Weibchen. Vergr. 10.

D, der Diskus; *U*, die Ursprungsstelle des Mantels; *l*, die wulstigen, lippenartigen Randpartien der Spalte, die in die Mantelhöhle führt; *s*, die soeben genannte Spalte; *c*, die carinale Seite des Capitulum; *r*, die Randpartien des Diskus; *a*, die Zuwachslinien des Diskus; *Züp*, Zwergmännchen, im Zustande der Imago, bezw. der Cypris puppe. Der Pfeil giebt die Richtung an, in welcher der Diskus um 90° gedreht werden müsste, wenn man *Alcipe* mit den sessilen Cirripeden in Vergleich setzen wollte.

Fig. 6. Ein sehr junges Weibchen. Vergr. 40.

Bezeichnungen wie vorige Figur.

Fig. 7. Kopie der von DARWIN zur Erklärung der ersten Anfänge der Einbohrung entworfenen Zeichnung.

*r*₁, die Richtung, in welcher die Einbohrung mittels Muskelkraft möglicherweise erfolgen könnte; *r*₂, die Richtung, in welcher noch eine Kraft wirken müsste, wenn das Thier wirklich die von DARWIN gezeichnete definitive Lage einnehmen sollte.

Fig. 8. Ein Stück *Buccinum*-Schale mit zwei sehr jungen, soeben eingesenkten Thieren, nach Alkoholmaterial. Vergr. 40.

A, das jüngere, B, ein etwas älteres Stadium. Es ist deutlich zu erkennen, wie die gelbliche, den Körper der Thiere umhüllende Masse die Schneckenschale chemisch afficirt hat.

Fig. 9. Erwachsendes Thier innerhalb seiner natürlichen Höhlung. Nach lebendem Modell. Vergr. 15.

s, die in die Mantelhöhle führende Spalte in der Schale; d, die Verdickungsleisten des Spaltenrandes, aus Kalk- und Chitingemengsel bestehend; k, die Stelle, an der die Spalte häufig eine Krümmung aufweist; D, der »fan-shaped spot«; a, die Zuwachslinien des Diskus.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch den Anfangstheil des Verdauungstractus. Vergr. 90.

o, Mundöffnung; oe, Ösophagus; a, Übergangsstelle des Ösophagus in den Magendarm; md, Magendarm; mr, radiäre Muskeln des Ösophagus; me, cirkuläre Muskeln des Ösophagus; ml, longitudinale Muskeln des Ösophagus.

Fig. 11. Transversalschnitt durch den ersten Theil des Ösophagus. Vergrößerung 200.

Bezeichnungen wie vorige Figur.

Fig. 12. Transversalschnitt durch den Ösophagus, nahe vor seinem Übergang in den Magendarm. Vergr. 200.

Fig. 13. Schematischer Transversalschnitt durch den ganzen Körper von *Alcippe*, auf der Höhe des Adductor scutorum geführt. Man sieht das Lumen des Magendarmes und dasjenige der von ihm ausstrahlenden Blindsäcke sehr häufig getroffen.

Fig. 14. Schnitt durch das Magendarmepithel. Vergr. 500. GIESON'sche Methode.

c, die Cylinderzellen; l, Leberzelle.

Fig. 15. Schnitt durch das Epithel eines mit Detritus gefüllten (in Verdauung begriffenen) Magendarmdivertikels. Vergr. 500. GIESON'sche Methode.

g, die granulöse Zone in den Cylinderzellen; lp, die lappenförmigen, mit Detritus beklebten Fortsätze der Cylinderzellen.

Fig. 16. Ein senkrecht zur Längsachse der in Fig. 15 abgebildeten Zellen geführter Schnitt.

Fig. 17. Schnitt durch das Magendarmepithel eines sehr jungen Exemplars. Vergr. 1000.

Die Cylinderzellen haben hier noch die Form eines Plattenepithels.

Fig. 18. Sagittalschnitt durch die Unterlippenspeicheldrüse eines sehr großen Exemplars. Vergr. 100.

gl, die einzelligen Drüsenschläuche; p, das Porenfeld, wo diese ausmünden.

Fig. 19. Schema vom Bau einer Cirripeden-Speicheldrüse (nach GRUVEL).

Fig. 20. Sagittalschnitt durch die Region der Cementdrüsen. Vergr. 90.

Oes, Ösophagus; gh, Gehirnganglion; md, Magendarmdivertikel; c, Cementlagen auf dem Vorsprung des Diskus; ex, Cementzellen; f, f₁, Fortsätze derselben.

Fig. 21. Cementzellen, sehr stark vergrößert. Vergr. 1000.

Fig. 22. Transversalschnitt durch den Körper eines erwachsenen Weibchens, die Lage der Nierensäcke zeigend. Schema.

s_s, *s_d*, linker und rechter Nierensack.

Fig. 23. Ein etwas höher geführter Schnitt; die Lumina der von den Nieren ausgehenden blind endenden Kanäle sind getroffen (*e_s*, *e_d*).

Fig. 24. Schnitt durch die Wandung eines Nierensackes. Verg. 470.

v, die Verbindungsstränge der Nierenwandungen mit der Körperwandung.

Fig. 25. Ein Stück Nierenwandung mit abtretender Scheidewand *s*.

Fig. 26. Nierenzellen, sehr stark vergrößert. Vergr. 1500. Es sind verschiedene Kernformen sichtbar.

Fig. 27. Schnitt durch den blind endenden Kanal, der von den Nierensäcken ausgeht.

Fig. 28. Nervensystem, Rekonstruktionsbild nach Schnittserien. Vergr. ca. 100. Nur eine Hälfte gezeichnet.

G, Gehirndoppelganglion; *V*, Ventralganglion; *a*, *b*, *c*, *e*, *f*, *g*, *i*, *k*, *l*, *m*, *n*, die vom Gehirn bzw. dem Ventralganglion ausgehenden peripherischen Nervenstämmen; *d*, die Schlundkonnektive; *h*, die Einschnürung des Ventralganglions, etwa im ersten Drittel seiner Längsachse; *oes*, Ösophagus; *md*, Magendarm.

Die Schlundkonnektive sind etwas verkürzt.

Fig. 29. 30. Schnitte durch das Ventralganglion bzw. das Gehirnganglion.

n, Neurilemm; *Z*, Züge von Primitivtuben (Faserzüge, trajets fibreux) innerhalb der Ganglien; *p*, »Punktsubstanz«; *g₁*, kleine Ganglienzellen; *g₂*, Gangliengriesenzellen; *f*, Stelle, an der man erkennen kann, dass das Neurilemm die Hülle der Griesenzellen liefert; *a*, Abtrittsstelle der Primitivtuben aus den Ganglienzellen.

Fig. 31. Schnitt durch den Mantel, in der carinalen Partie geführt. Vergrößerung 150.

b, Maschenwerk von Bindegewebszellen mit großen Kernen; *l*, Blutlakunen; *m*, deutlich quergestreifter Muskel des Mantels; *e₁*, *e₂*, die beiden Begrenzungsschichten des Mantels; *e₁*, die äußere, besitzt starke Chitinecuticula und darauf die Bohrdornen *d*; *f*, die den Zwischenraum zwischen den beiden Mantelblättern durchziehenden, an beiden Enden verzweigten Fasern.

Fig. 32. Schnitt durch eine Kieme; die Schnittebene steht senkrecht auf der Innenfläche des Mantels. Vergr. 200.

Bezeichnungen wie vorige Figur.

Fig. 33. Erwachsenes Weibchen. Vergr. ca. 10. Die Körperwandung ist durchsichtig gedacht, damit der Genitaltractus in seinem ganzen Verlauf sichtbar ist. Rekonstruktionsbild.

od₁, die Stelle, wo der Oviduct sich aus dem Konvolut der Ovarialtuben herauszudifferenzieren beginnt; *od*, Oviduct; *a*, Atrium (Begattungstasche) des Oviducts; *v*, weibliche Genitalöffnung.

Fig. 34. Schnitt durch den Anfangstheil des Oviducts; man sieht zwei in den Oviduct vorrückende Eier. Vergr. 100.

Fig. 35. Schnitt durch die Übergangsstelle des Oviductes in das Atrium. Vergr. 100. Das Atrium war in diesem Falle ohne Eiersack.

ep, das Epithel des Oviducts; *bx*, die hohen Kelchzellen.

Fig. 36. Schnitt durch das Atrium des Oviductes mit darin gebildetem

Eiersack. Vergr. 100. Der nach der Ausmündungsstelle (bei *a*) gelegene Theil befand sich nicht auf demselben Schnitte, sondern wurde rekonstruiert, um die dem Oviduct zugewendete Mündung *m* des Eiersackes und die Ausmündung des Atriums sowie das blinde Ende des Sackes bis *s* auf einem Bilde zu zeigen.

bx, die hohen Kelchzellen; *s*, der Eiersack; *c*, der Kontour, mit dem sich der Eiersack gegen die distalen Enden der Kelchzellen abhebt; *w*, Stelle wo die einzelnen Säulchen des Eiersackes einen Winkel mit den Längsachsen der Kelchzellen bilden.

Fig. 37. Schnitt durch eine Ovarialtube, verschiedene Stadien der Eientwicklung zeigend. Vergr. 200.

m, die bindegewebige Basalmembran; *kx*, die Keimzellen; *e*₁, *e*₂, *e*₃, Eier in verschiedenen Stadien der Ausbildung.

Fig. 38. Äußere Körperformen eines lebenden Zwergmännchens. Vergr.

75. Die Art, wie der Pedunculus *P* in das Epithel des weiblichen Diskus eingesenkt ist, wurde später aus Schnitten von konservirtem Material erschlossen.

C, Capitulum; *P*, Pedunculus; *H*, die seitlichen Höcker; *mr*, die beiden Muskelreifen unterhalb der Höckerregion.

Fig. 39. Innere Organisation des geschlechtsreifen Zwergmännchens. Vergr.

150. Nach lebendem Modell.

ho, Hoden; *vs*, Vesicula seminalis; *vd*, Vas deferens; *bp*, Basis des Penis mit abtretenden quergestreiften Muskelsträngen; *pe*, Penis, zusammengeknäuel; *g*₁, großes Hauptganglion; *g*₂, Ganglion opticum mit aufsitzendem Auge; *np*, Penisnerv; *A*, Haftantennen; *k*, membranöser Kanal im distalen Theil derselben; *l*, membranöser Lappen am vorderen Ende des Capitulum; *s*, Spalte, die in die Penisscheide führt; *t*, Penistube im Capitulum; *og*, »gelbes Organ«; *bk*, bläschenförmige Bildungen mit würfelförmigen Krystalleinschlüssen; *pi*, karminrothes Pigment.

Fig. 40. Ein junges Zwergmännchen, Schema der Hohlraumverhältnisse.

pe, Penis; *h*, Hohlraum im proximalen Theil der Penisscheide.

Fig. 41. Gefärbtes Gesamtpräparat des Hodens. Vergr. 300.

sg, umgrenzte Haufen von Spermatumutterzellen.

Fig. 42. Schnitt durch den Hoden. Vergr. 300.

sg, die Spermatumutterzellen, die durch ihren Zerfall bezw. Theilung in kleinere Theile die Spermatozoen liefern. Gegen die Mitte des Hodens die Fäden der gebildeten Spermatozoen.

Fig. 43. Spermatozoen in verschiedenen Stadien, nach lebendem Modell. Vergr. 1000.

a, Spermatozoen mit keulenförmigem Köpfchen; *b*, Spermatozoen mit zugespitztem Köpfchen; *c*, die spindelförmige Verdickung des Fadens, als welche das Köpfchen jetzt erscheint, verliert sich, das Spermatozoon nimmt einfach fadenförmige Gestalt an: *e*₁.

Fig. 44. Distales Ende des Penis, nach lebendem Modell. Vergr. 500.

b, Büschel von vier kurzen und zwei langen Borsten am Ende des Penis, weitere Borsten im distalen Theil; *d.ej*, Ductus ejaculatorius; *ch*, Chitintunica; *mc*, Ringmuskelbündel; *h*, Hohlraum, in dem der Ductus ejaculatorius locker eingebettet liegt.

Fig. 45. Ein Stück aus der mittleren Region des Penis. Bezeichnungen wie vorige Figur. Der Penis ist retrahirt, der Ductus ejaculatorius in mannigfache Falten und Windungen gelegt.

Fig. 46. Transversalschnitt durch den Penis, rekonstruiert.

Fig. 47. Distales Ende des Capitulum des Zwergmännchens, nach Behandlung mit Farbstoffen. Vergr. 300.

mf, die Muskelbündel, die die Penistube mit dem Capitulum verbinden.

Fig. 48. Ventrale Endigungen zweier Muskelbündel aus den beiden unter den Höckern verlaufenden Reifen cf. Fig. 38 *mr*.

Fig. 49. Nervensystem, stärker vergrößert. Vergr. 300.

Bezeichnung wie Fig. 39. Lebendes Modell. Das Auge ist seitlich verschoben, so dass der Nervus opticus einen halben Umgang um die Vesicula seminalis beschreiben muss.

Fig. 50. Schnitt durch einen Theil des Hauptganglions des Zwergmännchens. Vergr. 500.

Fig. 51, 52. Das »gelbe Organ«, und ein Haufen des karminrothen Pigments bei starker Vergrößerung. Vergr. 1500.

Die Cercarie und Sporocyste des *Distomum duplicatum* Baer.

Von

Hans Reuss.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität München.)

Mit Tafel XXIII und einer Figur im Text.

Die vorliegende Arbeit enthält die Ergebnisse der Untersuchungen, welche ich auf Veranlassung des Herrn Prof. Dr. R. HERTWIG im Jahre 1901 begann. Sowohl für das mir gütigst überlassene Material, als auch besonders für das mir in so reichem Maße zu Theil gewordene Interesse erlaube ich mir vor Allem meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. HERTWIG, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Zugleich fühle ich mich Herrn Dr. SCHEEL für seinen Rath und seine Hilfe zu Dank verpflichtet.

Unter dem Namen *Distomum duplicatum* beschrieb im Jahre 1827 K. E. VON BAER (1) die Cercarie, welche sich in der Teichmuschel (*Anodonta*) aus Sporocysten entwickelt. JACOBSEN (2) spricht im Jahre 1842 die Ansicht aus, dass der Anhang von *Distomum duplicatum* entweder ein Schwanz oder das Ovarium oder ein besonderes Individuum sei. In demselben Jahre erschien die so epochemachende Lehre vom Generationswechsel, in welcher STEENSTRUP (3) das *Distomum duplicatum* richtig als eine Larvenform erkannte und die Vermuthung aussprach, dass es sich in *Aspidogaster conchicola* verwandele. In DIESING's (4) *Systema helminthum* wird dieselbe Cercarie unter dem neuen Namen *Rhopalocerca tardigrada* aufgeführt. Während WAGNER (5) dann später das *Distomum duplicatum* für die Jugendform des *Distomum tereticolle* hielt, die durch das Maul und die Kiemen des Hechtes in den Magen desselben einwandern sollten, versuchte im gleichen Jahre PAGENSTECHER (6) zu beweisen, dass *Cercaria duplicatum* in das *Distomum cygnoides* übergeht. Derselbe

liefert eine eingehendere Darstellung der Anatomie der Cercarie und nimmt an, dass der Schwanz derselben als Sporocyste funktionieren kann. Von neueren Arbeiten seien noch genannt diejenige von COSMOVICI (7), welcher die Sporocysten in *Anodonta* für die encystirten Jugendstadien von *Distomum lanceolatum* hält und die ausgezeichnete Arbeit von LOOSS (8). Der Verfasser glaubt aus anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen schließen zu müssen, dass *Distomum duplicatum* die Jugendform von *Distomum folium* ist. Es hat sich jedoch durch eine vor Kurzem erschienene Arbeit von SSINITZIN (18) erwiesen, dass diese Annahme eine irrite war.

Im zoologischen Institut der Universität München gelangen in jedem Semester viele Exemplare der in der Umgebung Münchens weit verbreiteten *Anodonta mutabilis* Cless. var. *cellensis* zur Vertheilung. Im Jahre 1901 fand man nun auf dem Boden des Gefäßes, in welchem eine solche Muschel lebend gehalten wurde, mehrere kleine, weiße, kugelige Gebilde, von der Größe eines Stecknadelknopfes, welche sich bei genauerer Untersuchung als eingekapselte Cercarien des *Distomum duplicatum* Baer. erwiesen. Die geöffnete Muschel war im oberen Theil des Fußes erfüllt von Sporocysten, die sich äußerlich schon durch ihre weiße Färbung bemerkbar machten. Zerzupft man das Gewebe einer solchen inficirten Muschel, so erhält man eine Unmenge von Keimschläuchen von verschiedener Größe. Die Hauptmenge der Sporocysten liegt in dem Eingeweidesack und füllt dort den Raum zwischen den Darmwindungen und den Geschlechtsorganen vollkommen aus. Vereinzelt kommen die Keimschläuche auch wohl im Pericard und im Mantellappen vor, doch bilden sie dort nie zusammenhängende Herde.

Die ältesten Sporocysten erreichen die Länge von 1,2 mm bei einer Breite von 0,5 mm. Ihre Gestalt ist gestreckt eiförmig, an einem Ende spitz auslaufend, bildet das andere einen abgerundeten, stumpfen Pol. Im Innern dieser Keimschläuche liegen mehrere (bis drei) entwickelte Cercarien verschiedenen Alters und drei bis vier Embryonen. Die ältesten Cercarien zeigen lebhaftes Bewegungen, an welchen die Wand der Sporocysten passiv Theil nimmt. Eine Eigenbewegung der Keimschläuche wurde von mir nie beobachtet. Die Cercarien verlassen die Sporocysten an deren spitzem Ende durch Zerreißen der Wandung. Die entstandene Öffnung schließt sich wieder nach erfolgtem Ausschlüpfen der reifen Cercarie.

Die Cercarien durchbohren alsdann die Darmwand der Muscheln und gelangen durch den Aftersipho mit dem austretenden Wasser-

strom nach außen. Die Menge der auswandernden Cercarien ist eine sehr große und beträgt oft innerhalb 24 Stunden mehrere Hundert. Durch Versuche konnte ich feststellen, dass diese Zahl abhängig ist von der Temperatur des umgebenden Wassers. Es wurden z. B. von einer Muschel an einem Tage bei einer Temperatur von ca. 10° C. 20 Cercarien entleert, während ich am nächsten Tage durch künstliche Steigerung der Temperatur auf 23° C. bei derselben Muschel zwischen 200 und 300 Cercarien erreichte. Diese Temperatur ist aber auch gleichzeitig das Optimum für die Entwicklung der Cercarien und mag wohl ungefähr der Wärme unserer Tümpel in der bayerischen Hochebene während des Sommers entsprechen.

Anatomie der Cercarie.

Die der nun folgenden Schilderung der Anatomie der ausgeschlüpften Cercarie, wie man sie durch Druck oder Zerpfen aus den ältesten Sporocysten erhält, zu Grunde liegenden Beobachtungen wurden fast ausschließlich am lebenden Thier angestellt. Die so erhaltenen Bilder wurden durch Schnitte ergänzt und kontrollirt. Am konservirten Material erzielte ich die besten Resultate durch Fixirung mit Chromosmiumessigsäure (schwache FLEMMING'sche Lösung) und darauffolgender Färbung mit Boraxkarmin.

Die Cercarie besteht aus dem eigentlichen Körper und dem daran befestigten Schwanz. Der Körper des *Distomum duplicatum* zeigt die allen Monogenea und Digenea eigenthümliche, in dorso-ventraler Richtung stark abgeplattete, blattförmige Gestalt. Durch eine Einschnürung in der Nähe der Körpermitte und durch eine Verbreiterung des hinteren Abschnittes erscheint der Körper schusohlenförmig. Die Länge des ausgestreckten Körpers beträgt durchschnittlich 1 mm. Ventral am vorderen Körperende befindet sich der vordere Saugnapf, während der Bauchsaugnapf auf der Grenze des zweiten und dritten Körperdrittels liegt und den Körper in zwei ungleiche Abschnitte theilt. Der vordere äußerst bewegliche Theil ist lang, schmal und wird von nahezu parallelen Seitenrändern begrenzt. Der hintere Abschnitt ist stark verbreitert, zeigt eine scheibenförmige Gestalt und ist in seiner Form nur wenig veränderlich. Der Körper wird nach außen hin von einer homogenen, kernlosen Hautschicht, der Cuticula, begrenzt, die auf ihrer Oberfläche eine äußerst feine, quer um den Körper verlaufende, Faltung besitzt und die Dicke von 0,004 mm erreicht. An den Seiten der Cercarie zeigt die Cuticula stellenweis bläschenförmige Erhebungen, die gleichmäßig am ganzen Rand ver-

theilt sind, jedoch am vorderen Saugnapf dichter, in kleineren Abständen auftreten. Bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 3) erkennt man, dass diese Bläschen birnförmige Gestalt besitzen und mit einem Fortsatz nach innen die Cuticula durchbrechen. Im Innern des Bläschens liegt ein kugelförmiges, stark lichtbrechendes Körperchen, von dem aus eine feine Faser sich durch die Hautmuskulatur bis in das Parenchym verfolgen lässt. Diese Faser glaube ich mit Recht für eine Nervenfaser ansprechen zu können und demnach das ganze Gebilde für ein Tastorgan halten zu müssen, welches dem Thier bei seinen Bewegungen die äußeren Eindrücke übermittelt. In Größe und Bau zeigen diese Tastorgane auffallende Übereinstimmung mit den von FISCHER (9) bei *Opisthotrema cochleare* beschriebenen Tastpapillen.

Unter der Cuticula befindet sich der Hautmuskelschlauch, dessen Ring- und Längsmuskulatur eine geringe Entwicklung aufweist.

Das den Haupttheil des Körpers einnehmende Parenchym stellt eine farblose, klare Flüssigkeit oder Gallerte dar, in welcher zweierlei Zellen eingebettet liegen. Die Hauptmasse dieser Zellen wird von verästelten Zellen gebildet, deren Ausläufer in einander übergehen und zwischen sich Hohlräume einschließen, welche zum Theil leer bleiben, zum Theil von der zweiten Art von Zellen ausgefüllt werden. Diese zeichnen sich durch ihr körniges Protoplasma und die abgerundete Gestalt aus. Von den Parenchymmuskeln sind besonders stark die in dorso-ventraler Richtung verlaufenden Fasern entwickelt. Sie besitzen einen spindelförmigen Kern und sind an ihren Enden meist in zwei Fortsätze gespalten. Im vorderen Theil des Körpers zeichnen sich auch noch die Längsmuskeln durch ihre starke Entwicklung aus. Sie sind es, welche jenem Körperabschnitt seine große Bewegungsfähigkeit verleihen. Im Parenchym eingebettet liegen die Organe der Cercarie: der Darm, das Wassergefäßsystem, die Geschlechtsorgane und das Nervensystem.

Der Ösophagus beginnt am Grunde des vorderen Saugnapfes mit einer ziemlich weiten Öffnung, die sich trichterförmig nach innen verengt. An der Austrittsstelle des Ösophagus aus dem Saugnapf inseriren sich zwei Muskelbündel, die nach hinten und lateral unter einem Winkel von 90° divergiren und sich im umgebenden Parenchym verlieren. Da ein muskulöser Pharynx vollständig fehlt, so werden gewiss diese Muskeln, die man ihrer Thätigkeit nach als Retraktoren des vorderen Saugnapfes bezeichnen könnte, bei der Nahrungsaufnahme eine wichtige Rolle spielen. Der Ösophagus hat

ungefähr die Länge von 0,3 mm und bildet bei Kontraktionen der Cercarie S-förmige Windungen. Er geht plötzlich in die beiden Darmschenkel über, deren Lumen ein Mehrfaches von demjenigen des Ösophagus beträgt. Vor der Gabelungsstelle beobachtete ich an mehreren Exemplaren eine kropffartige Erweiterung des Ösophagus, welche jedoch in ihrem Vorkommen nicht beständig zu sein scheint. Die beiden Darmschenkel ziehen zu beiden Seiten des Bauchsaugnapfes bis nahe an das Hinterende des Körpers. Die Dicke der Schenkel ist während des ganzen Verlaufs die gleiche und beträgt durchschnittlich 0,03 mm. Entwicklungsgeschichtlich konnte ich an Cercarien verschiedenen Alters feststellen, dass auf dem Querschnitt der Darm aus drei bis vier Zellen besteht. Durch Auseinanderweichen derselben in centrifugaler Richtung bildet sich das Lumen des Darmes und die Zellen selbst bleiben abgeflacht in der Wandung des Darmes erhalten.

Das Wassergefäßsystem besteht aus den Wimpertrichtern, den Kapillaren, den Sammelröhren und der Endblase mit dem Porus excretorius.

Der Wimpertrichter besteht aus einem kegelförmigen, mit Flüssigkeit gefüllten Raum im Parenchym. An den Seitenwandungen liegen außerhalb dieses Kegels die Parenchymzellen von rundlicher Gestalt, eng an einander schließend zusammen. Die Basis des Kegels wird von einer runden Zelle mit deutlich wahrnehmbarem Kern gebildet. Diese Zelle sendet in das Innere des Wimpertrichters einen geißelförmigen, 0,001 mm langen Fortsatz, welcher sich in lebhafter, hin- und herschwingender Bewegung befindet. Die Spitze des Kegels geht in die Kapillare über. Die Gefäße vereinigen sich zu Sammelröhren und diese münden in die Exkretionsblase.

Die Exkretionsblase besteht aus zwei sowohl in ihrer Gestalt als auch in ihrer Funktion verschiedenen Theilen, die beide aber durch den Besitz einer stark entwickelten Ringmuskulatur beweisen, dass sie zur Exkretionsblase gehören. Der vordere Abschnitt ist langgestreckt und stellt eine Röhre dar, deren Lumen wenig veränderlich ist. In der Wandung dieses Theils findet ein ununterbrochenes Muskelspiel statt, welches sich wellenförmig von vorn nach hinten fortpflanzt. Der hintere Abschnitt der Exkretionsblase ist kurz und vermag sich bläschenförmig auszudehnen. Hier sammelt sich die Exkretionsflüssigkeit, welche in regelmäßigen Zeitabständen von ca. 5 Sekunden entleert wird. Dieser Theil der Exkretionsblase mündet in einen kurzen Kanal, welcher von einem schwach ent-

wickelten Sphinkter umgeben ist. Der Porus excretorius liegt terminal am Hinterende der Cercarie. Da nun aber an diesem der Schwanz fest eingefügt ist, so muss eine eigene Einrichtung das Entweichen der Exkretionsflüssigkeit ermöglichen, auf die ich jedoch erst bei der Besprechung des Schwanzes genauer eingehen will.

Was die Topographie des Exkretionsapparates betrifft, so habe ich dem bereits Erwähnten noch einige Angaben über den Verlauf der Sammelröhren, der Kapillaren und über die Lagebeziehungen der Flimmertrichter zu den Organen und zu einander hinzuzufügen.

Die Exkretionsblase erstreckt sich mit ihrem vorderen röhrenförmigen Theil bis in die Nähe des Bauchsaugnapfes und giebt dort nach rechts und links je eine Sammelröhre ab. Diese gehen beide seitlich am Bauchsaugnapf vorbei in den vorderen Körpertheil der Cercarie bis zur Höhe der Ganglien. Hier biegen sie um und verlaufen nach hinten unter steter Abnahme ihrer Weite bis zum Ende der Darmschenkel. Auf ihrem ganzen Wege sind sie in viele Windungen gelegt und der vorwärts- und rückwärtslaufende Stamm einer jeden Seite stehen unter einander durch viele kleine Kanäle in Verbindung. Von diesen beiden lateralen Hauptstämmen zweigen an verschiedenen Stellen kleine Gefäße ab, die ihrerseits sich wieder in Kapillaren verästeln. Von den Gefäßen sind besonders zwei um den Bauchsaugnapf ziehende concentrische Ringgefäße bemerkenswerth, welche unter einander durch Anastomosen in Verbindung stehen und an die Peripherie des Saugnapfes Kapillaren senden. Die Verbreitung der Wimpertrichter steht in engster Beziehung zur Lage der Organe. Sie treten an allen Organen in unmittelbarer Nachbarschaft derselben auf, ohne jedoch in ihnen selbst vorzukommen. Auch in den Saugnapfen habe ich nie Flimmertrichter beobachtet, wohl aber unmittelbar am Rande derselben. In ihrem Vorkommen scheint eine ziemlich große Regelmäßigkeit zu herrschen; einem Flimmertrichter der rechten Seite entspricht fast stets ein solcher der linken Körperhälfte. Dass dieses regelmäßige Vorkommen der Wimpertrichter mit der Lage der Organe in engster Beziehung steht, geht aus der Thatsache hervor, dass ich eine symmetrische Lage der Flimmertrichter nur bei bilateral symmetrisch gelegenen Organen wie Saugnapfe, Nervensystem und Darm beobachten konnte. Dem unpaaren Keimstock liegen auf der linken Körperhälfte mehrere Flimmertrichter an. Die entsprechenden auf der rechten Seite fehlen dagegen. Ferner entsprechen wiederum die Wimpertrichter des rechten Hodens denjenigen des linken, sie liegen aber nicht sym-

metrisch zu einander, sondern sind wie die Hoden selbst nach vorn und hinten gegen einander verschoben.

Die Geschlechtsorgane zeigen bei der Cercarie schon eine auffallend weit vorgeschrittene Entwicklung. Alle Zellen derselben zeichnen sich durch ihre geringe Größe und leichte Färbbarkeit vor den übrigen Zellen aus. Zunächst fallen die beiden großen, kugelförmigen Hoden (Durchmesser 0,03—0,04 mm) durch ihre Lage auf. Dieselben liegen hinter dem Bauchsaugnapf zu beiden Seiten der Hauptachse des Körpers, jedoch nicht auf derselben Höhe. In der Regel ist der rechte Hoden vor dem linken gelegen. Von beiden Hoden geht je ein Samenleiter nach vorn, zieht dorsal über den Saugnapf und beide vereinigen sich kurz vor dem Eintritt in das Antrum genitale zu einem unpaaren Vas deferens. Vor dem hinteren, linken Hoden liegt die Anlage des Keimstockes und vor diesem ein Paar unmittelbar hinter dem Bauchsaugnapf nach rechts und nach links ziehende Zellstränge: die Dotterstöcke. Eine feine Reihe leicht färbbarer Zellen zieht vom hinteren Rande des Bauchsaugnapfes dorsalwärts und lässt sich bis unter die Cuticula verfolgen: die Anlage des LAURER'schen Kanals. Ein zweiter stärkerer Zellstrang zieht bogenförmig über den Saugnapf nach vorn und bildet vor demselben an der ventralen Körperfläche eine Verdickung: die Anlage des Antrum genitale, des Cirrus und des Cirrusbeutels. Es sind also bereits alle Theile des Geschlechtsapparates mit alleiniger Ausnahme der Schalendrüsen vorhanden, die Öffnungen der Geschlechtswege sind aber noch nicht durch die Cuticula durchgebrochen.

Das Nervensystem besteht aus den beiden Hirnganglien, welche durch eine starke Schlundkommissur unter einander verbunden sind. Nach vorn senden die Ganglien jederseits einen feinen Nerv, der bis zum Rand des vorderen Saugnapfes zu verfolgen ist. Von der hinteren Fläche jedes Ganglions entspringt ein kräftiger Nervenstamm, welcher sich bis nahe an das hintere Körperende hinzieht.

Von weiteren Organen hätte ich dann nur noch ein Paar Drüsenkomplexe zu erwähnen. Diese liegen rechts und links vom hinteren Rande des Mundsaugnapfes und erstrecken sich nach hinten bis zu den Hirnganglien. Die flaschenförmigen, langgestreckten Zellen dieser Drüsen enthalten eine helle, körnige Flüssigkeit und scheinen auf dem dorsalen Rand des Saugnapfes zu münden. Konnte ich auch nicht die Mündungsstellen der Drüsen beobachten, so schließe ich die Lage derselben aus der Thatsache, dass bei geringem Druck die

Zellen ihren Inhalt entleeren, welcher dann an der genannten Stelle in Form kleiner Tröpfchen erscheint.

Der Schwanz der Cercarie besitzt eine keulenförmige Gestalt und erreicht die Länge von 1,2 mm, bei einer Breite von 0,3—0,4 mm. Der Querschnitt zeigt, dass er im erwachsenen Zustand in dorso-ventraler Richtung schwach abgeplattet ist, dagegen in früheren Entwicklungsstadien kreisförmig rund erscheint. Der Schwanz ist bedeckt von einer 0,015 mm dicken, homogenen Cuticula, welche auf ihrer Oberfläche zickzackförmig vom vorderen zum hinteren Ende verlaufende Linien zeigt. Diese charakteristische Zeichnung kommt dadurch zu Stande, dass entsprechend verlaufende, bandförmige Verdickungen der Cuticula mit rinnenförmigen Vertiefungen abwechseln. Auf dem Querschnitt erkennt man, dass Leisten und Rinnen von rechtwinkelig auf einander stehenden Flächen begrenzt werden.

Unter der Cuticula befindet sich eine einschichtige Lage von auffallend großen, birnförmig gestalteten Zellen, welche wohl richtig als Epithel zu deuten ist. Mit ihrem halsförmig verengten Theil legen sich die Zellen der inneren Fläche der Cuticula an und ragen mit ihrem verdickten Ende in das Innere des Schwanzes hinein. An der weitesten Stelle der Zellen liegt ein runder Kern. Außer diesen Zellen besitzt der Schwanz noch quer zur Längsachse verlaufende Muskeln mit ovalem Kern. Diese sind besonders zahlreich im vorderen Abschnitt des Schwanzes entwickelt und befähigen denselben zu selbständigen Bewegungen, welche sich in wellenförmig fortschreitenden, langsamen Kontraktionen äußern. Da ich aber noch eine zweite Art der Bewegung des Schwanzes beobachtet habe, welche in Krümmungen der Längsachse besteht, so muss auch ein System von Längsmuskeln vorhanden sein, deren Nachweis mir mit Sicherheit nicht gelungen ist.

Der Schwanz besitzt an seinem vorderen Rand eine ringförmige Vertiefung, in welche ein entsprechender Wulst des Hinterendes des Cercarienkörpers eingreift. Dadurch wird eine ziemlich feste Verbindung zwischen beiden Theilen hergestellt. Der Wulst des Cercarienkörpers stellt jedoch keinen zusammenhängenden Ring dar, sondern besteht aus mehreren, in einem Kreise angeordneten lappenförmigen Erhebungen, welche durch Zwischenräume von einander getrennt sind. Dadurch wird der Austritt der Exkretionsflüssigkeit aus dem innerhalb des Verbindungsringes zwischen Körper und Schwanz gelegenen Porus excretorius durch die Zwischenräume hindurch nach außen ermöglicht.

Was nun die funktionelle Bedeutung des Schwanzes für den Körper der Cercarie anbetrifft, so steht dieselbe in ihrer Art ganz vereinzelt da und ist meines Wissens bisher weder an dieser noch an anderen Formen beobachtet worden. Während bei den meisten langschwänzigen und stummelschwänzigen Cercarien der Schwanz als Fortbewegungsmittel dient und zum Kriechen oder Schwimmen benutzt wird, bildet er hier für die ausgeschlüpfte Cercarie eine Cyste, welche als feste Hülle den Cercarienkörper umschließt. Seine Funktion als Fortbewegungsorgan hat er vollkommen eingebüßt. Gewissermaßen Übergangsformen zwischen diesen beiden Extremen bilden diejenigen Cercarien, bei denen der Schwanz sowohl zum Schwimmen benutzt wird, als auch als Schutzorgan Verwendung findet, indem der vordere Theil des Schwanzes sich kelchförmig erweitert und sich der Körper der Cercarie in die so gebildete Hülle zurückziehen kann. Diese Verhältnisse sind z. B. bei der *Cercaria macrocerca* (19), *Cercaria cystophora* (20), und *Cercaria mirabilis* (21) beschrieben worden.

Die Art und Weise der Cystenbildung bei dem *Distomum duplicatum* ist folgende: Die durch den Analsiphon der Muschel in das umgebende Wasser gelangte Cercarie führt mit ihrem Körper lebhaft schlängelnde Bewegungen aus, an denen der Schwanz nicht theilnimmt, sondern bewegungslos vom Hinterende der Cercarie herabhängt. Sofort nach dem Austritt in das Wasser beginnt die Cuticularschicht des Schwanzes zu quellen und zwar an dem vorderen Theil stärker als am hinteren. Dadurch wölbt sich die glashelle Masse nach vorn und umschließt den hinteren Theil des Cercarienkörpers wie mit einem Wall. Mit fortschreitender Quellung dringt die Masse weiter und weiter nach vorn bis zur Höhe des Bauchsaugnapfes. Gleichzeitig kontrahirt sich die Cercarie sehr stark, so dass sie schließlich nur noch den dritten Theil ihrer ursprünglichen Länge besitzt. Dadurch hat sie sich vollkommen in den gebildeten Ringwall zurückgezogen. Indem nun auch die Cuticula des hinteren Theils des Schwanzes stark aufquillt, erhält die Cyste eine nahezu kugelförmige Gestalt. Im Innern der Cyste liegt der die Epithelzellen und die Muskeln enthaltende Theil des Schwanzes, vorn in der gebildeten Vertiefung der stark kontrahirte Körper der Cercarie. Schließlich schließt sich der vordere Theil der Cyste über der Cercarie zu einem engen Kanal zusammen, durch welchen die Cercarie mit der Außenwelt in Verbindung bleibt.

Dieser ganze Vorgang spielt sich so schnell ab, dass er bereits beendet ist, bevor die ausgestoßene Cercarie den Boden erreicht hat.

Dass wir es in diesem Fall mit einer Quellungserscheinung der Cuticula zu thun haben, welche von den Lebenserscheinungen des *Distomum* unabhängig nach rein physikalischen Gesetzen erfolgt, geht aus den angestellten Versuchen hervor. In einer stark mit Wasser verdünnten Kochsalzlösung wird die Cystenbildung verlangsamt. Mit zunehmender Konzentration der Lösung nimmt die Geschwindigkeit der Cystenbildung ab und unterbleibt schließlich ganz. Die Bildung der Cyste findet schon nicht mehr in einer Lösung statt, welche einen geringeren Salzgehalt besitzt als die physiologische Kochsalzlösung. Trennt man ferner gewaltsam sofort nach Verlassen der Muschel den Cercarienkörper vom Schwanz, so bildet dennoch letzterer allein eine Cyste. Ja selbst zerschnittene Theile des Schwanzes zeigen dieselbe Quellung der Cuticula.

Wie ich bereits in der Einleitung erwähnte, sieht PAGENSTECHER den Schwanz des *Distomum duplicatum* für ein »zur neuen ungeschlechtlichen Prolifikation geeigneten Anhängsel« an. Während meiner Untersuchungen sind mir nie derartig zu deutende Erscheinungen zu Gesicht gekommen und wahrscheinlich ist PAGENSTECHER durch Beobachtungen an pathologisch verändertem Material zu seiner Ansicht veranlasst worden.

Fasse ich noch einmal kurz die Organisation der Cercarie des *Distomum duplicatum* zusammen, so ergibt sich Folgendes: Die Cercarie enthält bereits alle einem geschlechtsreifen *Distomum* zukommenden Organe auf mehr oder weniger hoher Entwicklungsstufe. Auffallend ist, dass bereits alle Geschlechtsorgane mit alleiniger Ausnahme der Schalendrüsen ausgebildet sind, dass nur noch die Geschlechtsöffnungen fehlen. Der Schwanz der Cercarie hat eine eigenthümliche Funktion übernommen: er dient nicht mehr als Bewegungsorgan, sondern bildet durch Quellungserscheinungen der Cuticula eine Cyste.

Entwicklungsgeschichtlicher Theil.

Außer den Sporocysten, welche die soeben beschriebenen, reifen, bewegungsfähigen Cercarien enthalten, findet man in der inficirten Muschel noch Keimschläuche mit mehr oder weniger weit entwickelten Keimballen und Cercarien. Diese Sporocysten zeigen alle Übergangsstadien bis zu den jüngsten Keimschläuchen, welche noch keine junge Brut im Innern enthalten. Da ich in der Lage war, mir ein genügendes Material an inficirten Muscheln zu beschaffen, so habe ich versucht:

- 1) die Entwicklung der Sporocysten innerhalb der Muschel,

2) die Genese der Keimzellen in den Sporocysten und die Bildung der Keimballen zu bearbeiten.

Die Beobachtungen, welche diesem Theil der Arbeit zu Grunde liegen, wurden ausschließlich an konservirtem Material angestellt, da zahlreiche in die Wand der Sporocysten eingelagerte Fetttropfen die Keimschläuche vollständig undurchsichtbar machen. Durch Zerzupfen des inficirten Muschelgewebes wurden die Sporocysten freigelegt, mit Chromosmiumessigsäure (schwache FLEMMING'sche Lösung) fixirt und mit Borax-Karmin gefärbt. Der größte Theil der untersuchten Keimzellen und Keimballen wurde durch Präparation mit Nadeln aus den Sporocysten entfernt. Durch diese Methode wurde eine Veränderung der Lage der Keimballen unter dem Mikroskop und dadurch eine genauere Einsicht in die Lagebeziehungen der Zellen zu einander ermöglicht. Weniger brauchbare Bilder ergaben Schnitte.

I. Entwicklung der Sporocysten.

Die jüngsten Sporocysten, welche ich fand, besaßen die Länge von 0,5 mm und hatten eine eiförmige Gestalt. Nach außen wurden die Keimschläuche von einer strukturlosen Cuticula begrenzt. Kerne habe ich in derselben nie gefunden. Unter der Cuticula liegt eine schwach entwickelte Muskelschicht, über deren Funktion ich nichts sagen kann, da ich nie Bewegungen an lebenden Sporocysten beobachtet habe. Der Innenraum wird bei den jüngsten Keimschläuchen vollkommen erfüllt von einem weitmaschigen Bindegewebe, in welchem einzelne, kleine, meist ovale Kerne zerstreut liegen.

Die nächst älteren Sporocysten besitzen im Innern eine kleine Höhlung, die wahrscheinlich durch Auseinanderweichen des Bindegewebes entstanden ist. Mit zunehmendem Alter der Keimschläuche vergrößert sich das Lumen derselben ganz bedeutend, es verdrängt die ursprünglich im Innern zerstreut liegenden Zellen an die Sporocystenwand, wo sie schließlich eine einschichtige Zelllage, das Keim-epithel, bilden. Auf diesem Stadium der Entwicklung vermehren sich die Keimschläuche durch Theilung. Meine Beobachtungen, welche hierfür sprechen, sind folgende:

Inficirte Muscheln, die ich Monate hindurch — ja bis zu einem vollen Jahr — isolirt hielt, so dass eine Neuinfektion vollständig ausgeschlossen war, zeigten nie eine Abnahme der Infektion, obgleich täglich eine große Zahl von Cercarien auswanderte. In diesen Muscheln fanden sich stets junge Sporocysten, in denen noch keine

Keimballen und Cercarien zur Entwicklung gelangt waren. Diese Beobachtungen ließen darauf schließen, dass im Innern der Muscheln eine Vermehrung der jungen Keimschläuche stattfinden müsse. Und in der That fand ich dann auch Theilungsstadien der Sporocysten, welche alle Übergänge der Theilung zeigten und nach denen sich die Vermehrung der Keimschläuche folgendermaßen vollzieht.

Es bildet sich zunächst eine ringförmige Verdickung der Wandschicht, welche senkrecht zur Längsachse der Sporocyste wulstförmig in den Innenraum derselben vorspringt. Durch weiter fortschreitende Wucherung des Gewebes wird schließlich das Lumen in zwei annähernd gleich große Höhlungen getheilt. Später bildet sich eine entsprechende, ringförmig verlaufende Vertiefung auf der Oberfläche des Keimschlauches, welche tiefer und tiefer in die Wandung eindringt und schließlich die Sporocyste in zwei Theile abschnürt. Auf diese Weise haben sich also durch Quertheilung aus einer Sporocyste zwei gleich große Tochtorsporocysten gebildet. Das häufige Auftreten dieser Theilungsstadien und die enorme Menge, in welcher die Sporocysten bei einer einzigen *Anodonta* vorkommen, veranlassen mich zu der Annahme, dass diese Theilungen mehrmals hinter einander stattfinden und dass demnach eine Sporocyste befähigt ist, eine große Anzahl von weiteren Generationen zu erzeugen.

Die älteren Keimschläuche enthalten zunächst in ihrem Innern einen Keimballen, auf dessen Entstehung ich gleich zurückkommen werde. Dieser vergrößert sich, gleichzeitig entsteht ein zweiter, dritter, vierter etc., bis schließlich das Innere der Sporocyste mit Embryonen, von der fertigen Cercarie bis hinab zu kleinen Keimballen erfüllt ist. Hand in Hand mit der Entwicklung der Keimballen tritt eine Degeneration der Sporocystenwand ein, welche sich darin äußert, dass einmal die Wand sehr dünn wird, andererseits die Muskulatur derselben vollständig schwindet.

Über das Exkretionssystem der Sporocysten konnte ich am lebenden Objekt wegen dessen Undurchsichtbarkeit keine Beobachtungen machen. Auf Schnitten traf ich wohl einige wenige Flimmertrichter an, die aber über den Verlauf der Kanäle natürlich keinen Aufschluss gaben.

II. Genese der Keimzellen und Bildung der Keimballen.

Von allen sich aus der Entwicklungsgeschichte der Trematoden ergebenden Fragen, gehören wohl diejenigen über die Entstehung und Natur der Keimzellen und über die Bildung der Keimballen zu

den viel umstrittensten. Meine Beobachtungen, welche ich in Bezug auf diese Fragen gemacht habe, sind folgende:

Die Entstehung der Keimzellen in den Sporocysten fällt in die Zeit, in der sich die Keimschläuche durch Theilung vermehren. Die Wand der Sporocysten enthält innerhalb der Muskulatur Zellen, deren Grenzen meist nicht wahrnehmbar sind. Die Kerne dieser Zellen haben eine runde oder ovale Gestalt und die Größe von ca. 0,005 mm (Durchmesser). Einige von diesen Zellen zeigen eine auffallende Veränderung. Der Kern derselben wird groß (0,008 mm), ist schwerer färbbar als diejenigen der anderen Wandzellen und besitzt ein gleichmäßig vertheiltes, körniges Chromatingerüst. Es treten jetzt auch an diesen Zellen gelegentlich zu beobachtende Grenzen auf, welche erkennen lassen, dass die Menge des Protoplasmas im Verhältnis zur Größe des Kerns sehr gering ist. Diese so veränderten Wandzellen stellen die Keimzellen dar. Das Auftreten der Keimzellen ist an keinen bestimmten Ort der Sporocystenwand gebunden, man findet sie an allen Stellen derselben, meist unmittelbar der Höhlung des Keimschlauches anliegend.

Die Veränderungen, welche die Keimzelle im Verlauf ihrer weiteren Entwicklung erfährt, bestehen zunächst in Veränderungen des Kerns. Das körnige Chromatingerüst verschwindet und es entsteht ein leicht färbbares Kernkörperchen, das sich auf dem schwer zu färbenden, fast homogen erscheinenden Rest des Kerns sehr deutlich abhebt. Es folgen nun Zelltheilungen, welche alle auf mitotischem Wege stattfinden, obgleich dieselben selten zu beobachten sind. Nach erfolgter Spindelbildung schnürt sich als erstes Stadium von der Keimzelle eine bedeutend kleinere, ovale oder runde Zelle ab, deren ovaler Kern (Querdurchmesser 0,0025 mm) mit einem leicht färbbaren, körnigen Chromatingerüst versehen ist. Die Keimzelle selbst hat sich bei diesem Vorgang nicht wesentlich verändert und ihre ursprüngliche Größe nach erfolgter Abschnürung wieder erreicht.

Das nächste Entwicklungsstadium, welches ich gefunden habe, zeigt den großen bläschenförmigen Kern der Keimzelle und dieser an einem Theil der Peripherie anhängend drei kleine, stark gefärbte, grobkörnige Kerne. Folgen wir weiter dem Entwicklungsgang der Keimzelle, so sehen wir, dass sich derselbe plötzlich ändert. Es entstehen aus der Keimzelle zwei Zellen, die sich in Größe und Beschaffenheit einander sehr gleichen. Eine von beiden ist jedoch stets die größere und ist noch auf späteren Entwicklungsstufen zu erkennen.

Das dreizellige Stadium zeigt zwei fast gleich große Zellkerne von homogener, bläschenförmiger Beschaffenheit und einen kleineren Kern mit leichter färbbarem, körnigem Chromatin. Im fünfzelligen Stadium treffen wir nunmehr nur noch eine größere Zelle und vier kleinere, kreisförmig um diese angeordnete Zellen an. Die große Zelle besitzt noch die Eigenschaften der ursprünglichen Keimzelle: einen großen, bläschenförmigen, schwer färbbaren, homogenen Kern mit großem, scharf umgrenztem, tief gefärbtem Kernkörperchen. Die anderen vier Zellen scheinen paarweise zusammen zu gehören. Zwei mit kleinem, rundem, grobkörnigem und zwei mit länglichem, feingekörneltem Kern. Auch der Keimballen mit sieben Zellen zeigt eine Zelle, deren Kern sich durch Gestalt, Beschaffenheit und Größe von denen der anderen Zellen auszeichnet. Der homogene, blasige Charakter erinnert wieder an die ursprüngliche Keimzelle. Jedoch noch eine andere Zelle nimmt durch ihre Lage unsere Aufmerksamkeit in Anspruch. Der Kern derselben hat sich an die Oberfläche des Keimballens gestellt und sich in peripherer Richtung stark abgeplattet. Gleichzeitig sehen wir, dass der Keimballen von einer Membran umschlossen ist, welche ihren Ursprung von dieser Zelle nimmt. Später verschwindet der Kern dieser Bildungszelle und es umhüllt nunmehr eine kernlose Cuticula den Keimballen.

Bis zum Entwicklungsstadium, auf welchem sich der Keimballen aus 25 Zellen zusammensetzt, beobachtete ich, dass sich im Mittelpunkt desselben eine große Zelle mit bläschenförmigem Kern und deutlichem Kernkörperchen erhalten hatte. Die übrigen Zellen lagen um diese centrale Zelle herum und waren in zwei verschiedenen Arten ausgebildet. Die eine Gruppe besaß einen kleinen, runden Kern mit grobem, körnigem Chromatin, dem meist ein Kernkörperchen fehlt, die zweite Art von Zellen hatte einen größeren, fast homogen erscheinenden, hellen Kern mit einem oder zwei Kernkörperchen. Schnitte durch ältere Keimballen ließen die Frage unentschieden, auf welchem Stadium der Entwicklung die große, central gelegene Zelle verschwindet. Die verwickelten Furchungserscheinungen einerseits, andererseits der Umstand, dass neben den Theilungen der Zellen ein stetes Wachsthum der einzelnen Zellen einhergeht, erschwerte die Orientirung an Schnitten ungemein und veranlasste mich von dem Verfolg der weiteren Entwicklung Abstand zu nehmen.

Gleichzeitig mit der Entwicklung der ersten Keimballen in der Sporocyste vollzieht sich auch eine Veränderung in der Entstehungsweise neuer Keimzellen. Während sich bisher die Keimzellen an

allen Stellen der Sporocystenwand vorhanden, sich auch schon hier und dort durch Theilung zu Keimballen entwickelt haben, tritt nunmehr eine Lokalisation auf einen bestimmten Punkt der Wandung ein. Und zwar ist es nunmehr der stumpfe Pol der Sporocyste, an dem nun nur noch Keimzellen gebildet werden. Dass jedoch die übrigen Wandzellen noch nicht die Fähigkeit verloren haben, sich in Keimzellen umzuwandeln, beweist die Thatsache, dass sich noch gelegentlich Keimballen an einer beliebigen Stelle der Wand bilden. Doch sind dies nur ganz vereinzelt dastehende Fälle: in der Regel ist nunmehr das stumpfe Ende der Sporocyste der Ort weiterer Keimproduktion.

Hier bildet sich ein Keimlager aus, dessen Zellen sich von denen der übrigen Wandung durch Größe und Beschaffenheit ihrer Kerne unterscheiden, und welches häufig von einer zarten Membran umschlossen ist. Im Innern dieses Keimlagers entstehen aus den Keimzellen Keimballen, welche mit zunehmender Zahl und Größe dasselbe in ein zapfenförmig in das Lumen der Sporocyste hineinragendes Gebilde verwandeln. Die älteren Keimballen liegen der Höhlung des Keimschlauches zugewandt, während sich am Grunde des Keimlagers die jüngeren befinden. Da sich durch fortgesetzte Zelltheilungen die Keimballen vergrößern, wird auch das zapfenförmige Keimlager immer ansehnlicher. Schließlich wird aber die Membran, welche dasselbe nach dem Innenraum der Sporocyste hin begrenzt, gesprengt und die ältesten Keimballen gelangen dadurch in das Lumen des Keimschlauches, wo sie sich zu Cercarien weiter entwickeln. Mit dem Alter der Sporocysten tritt auch eine Degeneration des Keimlagers ein und bei den größten Sporocysten, welche schon entwickelte Cercarien enthalten, sind auch die letzten Spuren desselben geschwunden.

Über den Ursprung der Keimzellen habe ich nun also gezeigt, dass dieselben aus den Wandzellen herzuleiten sind. Ursprünglich ist jede Stelle der Wandung zur Produktion der Keimzellen befähigt. Die Wandzellen in ihrer Gesamtheit repräsentiren uns demnach auf diesem Stadium die keimbildende Zelllage, das Keimlager. Später tritt dann eine Beschränkung der Bildung von Keimzellen auf einen bestimmten Punkt der Wand ein. Diese Beobachtung steht keineswegs vereinzelt da; ähnliche Erscheinungen sind von HECKERT (10) bei *Leucochloridium* und von LOOSS (11) am *Amphistomum subclavatum* bereits beobachtet worden. Als Grund für diese eigenthümliche Entstehung der Keimzellen glaube ich mit Recht die parasitische

Lebensweise der Trematoden in Anspruch nehmen zu können. Mit dieser Hand in Hand gehend trat frühzeitig eine Degeneration der Geschlechtsorgane ein, welche bei vielen Formen so weit vorschritt, dass die letzten Spuren derselben verloren gingen. Das von SCHWARZE (12) bei der *Cercaria armata* beschriebene »Keimlager« im Innern der Sporocyste, so wie das von LEUCKART (13) und CREUTZBURG (14) in den Keimschläuchen von *Distomum ovocaudatum* gefundene »maulbeerförmige Gebilde« stellen nach dieser Auffassung die Reste von Geschlechtsorganen dar.

Im Anschluss hieran sei eine Beobachtung erwähnt, welche ich nicht gerade selten machen konnte und welche zu dem so eben Gesagten in engster Beziehung steht. In der Wand der Keimschläuche fand ich kleine, leicht färbbare Zellkerne, die durch ihr gruppenweises Auftreten, besonders aber durch ihre regelmäßige, kegelförmige Gestalt auffielen. Ich halte diese Zellen für männliche Geschlechtszellen, glaube aber nicht, dass sie in einer Beziehung zur Entwicklung der Keimzellen stehen, denn meine Bemühungen, bewegliche Zellen in der lebenden Sporocyste nachzuweisen, blieben erfolglos. Vielmehr nehme ich an, dass sie die letzten und einzigen Reste des männlichen Geschlechtsorgans darstellen und im Verlauf der Zeit auch ihre Bewegungsfähigkeit eingebüßt haben.

Auf Grund meiner Beobachtungen sind nun die Veränderungen, welche an der Keimzelle vor sich gehen, folgendermaßen zu deuten:

Der anfänglich kleine, grobkörnige Zellkern nimmt an Größe beträchtlich zu und verwandelt sich gleichzeitig in ein großes, homogenes Bläschen mit deutlichem Kernkörperchen. Der Umstand, dass ähnliche Veränderungen bei der Entwicklung der Eier von Arthropoden und Würmern beobachtet worden sind, dass ferner LOOSS dieselbe Thatsache sowohl von den Eiern als auch von den Keimzellen des *Amphistomum subclavatum* mittheilt, berechtigt schon zu dem Versuch die Keimzellen für differenzirte Geschlechtszellen d. h. für Eier anzusehen. Diese Ähnlichkeit wird eine noch größere, wenn man den Beginn der Zelltheilung genauer betrachtet. Zunächst, Abschnürung von drei kleinen Zellen, welche auf späteren Stadien nicht mehr vorhanden sind, also auch nicht an dem Aufbau des Embryos Theil nehmen. Darauf folgt die Theilung der Keimzelle in zwei annähernd gleich große Zellen, die beide in dem Keimballen erhalten bleiben und sich früher oder später durch Theilung vermehren. Mit dieser Zweitheilung der Keimzelle setzt also erst der Furchungsprocess ein. Die Abschnürung der drei kleinen Zellen ist

demnach als Reifung zu bezeichnen und gleichzusetzen der Richtungskörperbildung der Eier. Hieraus folgt mit Nothwendigkeit, dass die Keimzellen echte, sich parthenogenetisch entwickelnde Eier sind und der Entwicklungsgang der Trematoden als Heterogonie zu bezeichnen ist.

Der Furchungsprocess verläuft nach den oben gegebenen Darstellungen folgendermaßen: die Keimzelle theilt sich zuerst in zwei nahezu gleich große Zellen, von denen die eine, wahrscheinlich die größere, sich nicht weiter theilt, sondern wächst und in ihren Eigenschaften der Keimzelle gleicht. Diese Zelle ist bis zum 25zelligen Keimballen zu verfolgen. Die andere, kleinere Zelle dagegen theilt sich ununterbrochen und liefert die peripher gelegenen Zellen. Nicht allein die Art und Weise, wie sich die Keimballen bilden, sondern auch die auffallende Ähnlichkeit der einzelnen Entwicklungsstadien veranlasst mich noch mit einigen Worten auf die Entwicklung der *Rhomboxoa* und *Orthonectiden* einzugehen.

Wie WHITMAN (15) mittheilt, theilt sich bei der Entwicklung der wurmförmigen Embryonen bei den Dicyemiden die Keimzelle in zwei Embryonalzellen, von denen die eine etwas größer ist als die andere. Bei dem vierzelligen Stadium bilden drei kleinere Zellen eine Art Kappe über eine größere Zelle und bei der weiter fortschreitenden Theilung nehmen nur die äußeren Zellen an der Bildung neuer Theil. Die größere, central gelegene Zelle wird von den äußeren Zellen umwachsen. Diese werden als Ektodermzellen, die central gelegene als Entodermzelle bezeichnet. Der Embryo stellt eine sogenannte epibolische Gastrula dar. Auch nach VAN BENEDEN (16) zeichnet sich bereits auf dem vierzelligen Stadium der Heterocyemiden eine Zelle durch ihre Größe aus und die Entwicklung giebt auch hier eine epibolische Gastrula. In der Entwicklung der *Orthonectiden* trifft man ganz ähnliche Verhältnisse an. Nach der Schilderung, wie sie JULIN (17) von der Entwicklung des Männchens von *Rhopalura Giardii* Metschn. giebt, theilt sich das Ei in eine kleinere und größere Zelle. Die größere, das Makromer, bleibt lange ungetheilt, während das Mikromer weitere Theilungen eingeht und die dadurch hervorgehenden Zellen die große Zelle umwachsen. JULIN nennt deshalb das Makromer Entoderm, das Mikromer Ektoderm. Nachstehende Zeichnungen zeigen deutlich die große Ähnlichkeit der einzelnen Entwicklungsstadien bei den Trematoden und Mionelminthen. Obgleich zwar schon von einigen Forschern die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen diesen beiden Gruppen betont worden sind

so möchte ich mich doch nicht ohne Weiteres dieser Ansicht anschließen. Vielmehr glaube ich, dass dieses Urtheil noch etwas verfrüht ist, da unsere Kenntnisse von der Organisation und Entwicklung der Mionelminthen zu geringe sind. Spätere Untersuchungen müssen erst zeigen, ob die Mionelminthen in der That durch Parasitismus degenerirte Plathelminthen sind.



Aus BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. A—C, Entwicklung der *Rhopalura Giardii* nach CHARLES JULIN; D, Entwicklung von *Conocycema polymorpha* nach E. VAN BENEDEN.

Zum Schluss seien noch einige Beobachtungen über die Verbreitung des *Distomum duplicatum* und die angestellten Fütterungsversuche mitgetheilt. Von den im zoologischen Institut zur Vertheilung gelangten Anodonten erwies sich, dass 4% derselben mit *Distomum duplicatum* inficirt waren; die Muscheln stammten jedoch aus verschiedenen Teichen der Umgebung Münchens. Als der eigentliche Herd der Infektion ergab sich ein kleiner ca. 10 m langer und 5 m breiter Tümpel, in dessen schlammigem Boden eine Unmenge von Teichmuscheln lebten. Von diesen waren nicht weniger als 40% mit den Sporocysten behaftet und alle untersuchten Anodonten zeigten eine bereits sehr weit vorgeschrittene Infektion. Der Tümpel hatte vor Jahren zur Karpfenzucht gedient, welche aber wegen ihrer ungünstigen Ergebnisse aufgegeben worden war, und wurde zur Zeit meiner Untersuchungen von seinem Besitzer, einem Fischer, zur vorübergehenden Aufbewahrung der gefangenen Fische benutzt. Diese ungünstigen Verhältnisse, welche mithin der Tümpel bot, ließen keinen Schluss auf den mutmaßlichen Träger des geschlechtsreifen *Distomum duplicatum* zu. Alle aus dem Tümpel stammenden Fische erwiesen sich bei der Untersuchung frei von Distomen. Ich war daher genöthigt im zoologischen Institut Infektionsversuche anzustellen, die jedoch leider nicht zu dem erhofften Resultat führten. Dennoch will ich in Kürze die Ergebnisse derselben hier mittheilen. Zu meinen Versuchen benutzte ich folgende Fischarten: *Cyprinus carpio*, *Tinca vulgaris*, *Rhodeus amarus* (Bitterling), *Gobio fluviatilis* (Gressling), *Gobio uranoscopus* (Steingressling), *Squalius cephalus* (Aitel), *Misgurnus fossilis* (Schlammbeläuer), *Leuciscus rutilus* (Rothauge), *Leuciscus*

virgo (Frauenfisch), *Abramis brama* (Blei), *Alburnus bipunctatus* (Schneider), *Neurachilus barbatula* (Bartgrundel), *Chondrostoma nasus* (Nase), *Cottus gobio* (Koppen), *Acerina cernua* (Kaulbarsch) und *Esox lucius* (Hecht). Bei allen angeführten Arten mit Ausnahme von *Cyprinus carpio* und *Tinca vulgaris* sind die Infektionsversuche fehlgeschlagen. Dagegen beobachtete ich mit großer Regelmäßigkeit sowohl beim Karpfen als auch beim Schlei junge Distomen oft in großer Menge lebend im Darm, in den Nierengängen, Harnkanälchen und in der blasenartigen Erweiterung der Ureteren. Die Cercarien selbst hatten den verdauenden Einwirkungen des Magens ihres neuen Wirthes widerstanden, dagegen die Cyste und den Schwanz verloren. In ihrer Entwicklung zeigten sie keine wesentlichen Fortschritte, die Geschlechtsorgane schienen allerdings in Form und Größe deutlicher ausgebildet. So zeigten namentlich die Hoden eine rosettenförmig ausgebuchtete Gestalt. Doch ist dies von keiner weiteren Bedeutung, da ich im Verlauf meiner Untersuchungen vereinzelt dieselbe Entwicklungsstufe bei encystirten Cercarien gefunden habe.

München, im November 1902.

Litteraturverzeichnis.

1. K. E. v. BAER, Beiträge zur Kenntniss der niederen Thiere. Nov. act. Acad. Caes. Leop.-Carol. Tome XIII. P. II. Bonnae 1827.
2. L. JACOBSEN, Om entozoer hos molluseer. Förhand. vid de skand. naturforsk. tredge möde i Stockholm 1842.
3. J. J. S. STEENSTRUP, Über den Generationswechsel etc. Kopenhagen 1842.
4. C. M. DIESING, Systema helminthum. Vol. I. Vindobonae 1850.
5. G. WAGNER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer. Naturk. Verh. v. d. holland. maatsch. d. wetensch. te Haarlem. II. Vers. 13 Deel. Harlem 1857.
6. H. A. PAGENSTECHER, Trematodenlarven und Trematoden. Heidelberg 1857.
7. L. C. COSMOVICI, Un enkystement inconnu du Dist. lanceolat. Le Naturaliste. Tome XIII. 1891.
8. A. LOOSS, Die Distomen unserer Fische und Frösche. Bibliotheca Zoologica. VI. Bd. Heft 16.
9. P. M. FISCHER, Über den Bau von Opisthotrema cochl. Diese Zeitschr. XL. Bd. 1884.
10. A. HECKERT, Untersuchungen über die Entwicklungs- und Lebensgeschichte des Dist. macrostomum. Bibliotheca zoolog. Heft 4.

11. A. LOOSS, Über *Amphistomum subelavatum*. Festschrift zum 70. Geburtstag R. LEUCKART's. Leipzig 1892.
12. W. SCHWARZE, Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. Diese Zeitschr. XLIII. Bd. 1886.
13. R. LEUCKART, Die Parasiten des Menschen. 2. Aufl. Leipzig 1879—1901.
14. N. CREUTZBURG, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung von *Dist. ovocaudatum*. Leipzig 1890.
15. C. O. WHITMAN, A contribution of the embryology, life history and classification of the Dicyemids. Mitth. aus der zoolog. Station zu Neapel. Bd. IV. Leipzig 1883.
16. E. VAN BENEDEN, Contribution à l'histoire des Dicyemides. Arch. de Biologie. Tome III. 1882.
17. CHARLES JULIN, Contribution à l'histoire des Mésozoaires. Arch. de Biol. Tome III. Paris 1882.
18. D. TH. SSINITZIN, Einige Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte von *Dist. folium*. Zool. Anzeiger. XXIV. Bd. 1901.
19. L. THIRY, Beiträge zur Kenntnis d. *Cerc. macrocerca*. Diese Zeitschr. X. Bd. 1859.
20. R. WAGENER, Über Redien und Sporocysten. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1866.
21. M. BRAUN, Die sogenannte freischwimmende Sporocyste. Centralbl. für Bakteriol. u. Parasitenkunde. Bd. X. 1891.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Körper der Cercarie. Topographie des Exkretionssystems. *oe*, Ösophagus; *d*, Darm; *lc*, LAURER'scher Kanal; *do*, Dotterstücke; *o*, Keimstock; *h*₁, *h*₂, rechter und linker Hoden; *exbl*, Exkretionsblase. Vergrößerung 52.

Fig. 2. Cercarie des *Distomum duplicatum*, nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 3. Querschnitt durch die Cuticula des Schwanzes. Vergr. 390.

Fig. 4. Encystirte Cercarie.

Fig. 5. Junge Sporocyste. Vergr. 220.

Fig. 6 u. 7. Ältere Sporocysten. *KL*, Keimlager; *KB*, Keimballen. Vergr. ca. 200.

Fig. 8 u. 9. Der stumpfe Pol der Sporocyste mit dem Keimlager. Vergr. 500.

Fig. 10. Keimlager einer jüngeren Sporocyste. *KZ*, Keimzelle mit Richtungskörper; *KB*, Keimballen. Vergr. 1000.

Fig. 11, 12, 13. Reifende Keimzellen. Vergr. 1000.

Fig. 14 u. 15. Richtungskörperbildung. Vergr. 1000.

Fig. 16. Keimballen mit drei Zellen. Vergr. 1000.

Fig. 17 *a* u. *b*. Keimballen mit fünf Zellen in verschiedenen Lagen. Vergr. 1000.

Fig. 18. Keimballen mit sieben Zellen. Vergr. 1000.

Fig. 19. Keimballen mit acht Zellen. Vergr. 1000.

Fig. 20. Keimballen mit 12 Zellen. Vergr. 1000.

Fig. 21. Keimballen mit 25 Zellen. Die oberen und unteren Zellen sind nicht gezeichnet. Vergr. 1000.

Über die Struktur der Kalkschalen mariner Rhizopoden.

Von

S. Awerinzew, stud. rer. nat.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Mit Tafel XXIV.

Im Sommer des Jahres 1901 beschäftigte ich mich im zoologischen Institut der Universität Heidelberg, unter Leitung des Herrn Prof. Dr. O. BÜTSCHLI, etwas mit der Mikrostruktur der Kalkschalen einiger mariner Rhizopoden. Obgleich meine Untersuchungen keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen können, so scheinen sie mir dennoch der Veröffentlichung werth zu sein, da diese Frage in der zoologischen Litteratur fast unberührt geblieben ist.

Die Struktur der Schale wurde an folgenden Formen studirt: *Miliolina* sp., *Spiroloculina limbata* d'Orbg., *Peneroplis pertusus* Forsk. sp., *Orbiculina adunca* Ficht. et Moll. sp., *Orbitolites complanata* Lam. sp., *Globigerina bulloides* d'Orbg., *Discorbina* sp., *Planorbulina mediterranea* d'Orbg., *Polytrema miniaceum* Pall. sp., *Polystomella macella* Ficht. et Moll sp., *Operculina complanata* Defr. sp. und einigen anderen Arten.

Da diese Arbeit unter der direkten Leitung und Mithilfe meines hochverehrten Lehrers Herrn Prof. Dr. O. BÜTSCHLI entstanden ist, so ist es meine Pflicht, demselben hier meinen tiefgefühlten Dank dafür auszudrücken; gleichzeitig danke ich auch Herrn Prof. A. SCHUBERG, der mir stets mit Rath und That behilflich war.

Beim Studium der Schalen von *Peneroplis pertusus* Forsk. sp. interessirte mich nicht nur ihre Mikrostruktur, sondern auch die Perforation der Embryonalkammer, welche RHUMBLER¹ entdeckt hat.

¹ RHUMBLER, Die Perforation der Embryonalkammer von *Peneroplis pertusus* Forskål. Zool. Anz. 17. Jahrg. 1894. p. 335—342.

Ich werde desshalb zunächst diese Frage berühren und alsdann die weiteren Resultate meiner Untersuchung mittheilen.

In allen Fällen, in denen es mir gelang, durch leichtes Klopfen und Drücken auf das Deckgläschen, unter welchem einzelne Schalen von *P. pertusus* lagen, die Embryonalkammer mehr oder weniger günstig zu isoliren, erschien die Oberfläche derselben (eigentlich der kugelige Antheil derselben) mit zahlreichen, ungemein feinen, unregelmäßig gelagerten Öffnungen bedeckt zu sein; auf optischen Durchschnitten und nach Zerdrücken der Kammer erwiesen sie sich als Mündungen von Poren oder Kanälchen, welche die Gesamtdicke der Kalkwand durchsetzen. Zur genaueren Feststellung der Bedeutung dieses Befundes für die Phylogenie der Imperforata untersuchte ich die Schalen anderer, *Peneroplis* nahestehender Rhizopoden. Meine Untersuchungen ergaben jedoch nicht die gewünschten Resultate, da ich bei den untersuchten Formen (so z. B. verschiedene Arten von *Miliolina* und *Spiroloculina*) keine Spuren einer Perforation der Embryonalkammer finden konnte. Dagegen vermochte ich auf Schliffen der spiraligen Varietät von *Orbitolites complanata* Lam. sp. (von den Samoa-Inseln) auf der Oberfläche der Embryonalkammer kleine Öffnungen deutlich wahrzunehmen, die sich als Mündungen von Poren erwiesen, die die Wandung perforirten. Bei der einfachen Varietät von *Orbitolites complanata* konnte ich kein einziges Mal etwas Ähnliches finden. Die Porosität der Embryonalkammer ist somit so wenig allgemein verbreitet, dass sie, meiner Meinung nach, vorerst keinen Anhaltspunkt für die Ableitung der Imperforata von ursprünglich perforaten Formen bilden kann.

In Folge dessen halte ich auch die Bemerkung RHUMBLER's, dass *Peneroplis* nicht für die Stammform der Orbitoliten gehalten werden könne, nicht für zutreffend. Aller Wahrscheinlichkeit nach untersuchte RHUMBLER nur die einfache Varietät von *Orbitolites complanata*, was leider in der citirten Arbeit nicht angegeben ist.

Wie bei der spiraligen Varietät von *Orbitolites complanata*, so sind auch bei *Peneroplis pertusus* einige der auf die Embryonalkammer folgenden Kammern auf der Außenfläche bisweilen mit Poren versehen, welche jedoch die Schale nicht vollständig perforiren, sondern in derselben blind endigen; wobei, wie es besonders deutlich bei *Peneroplis* wahrnehmbar ist, der allmähliche Übergang derselben in die für *Peneroplis* charakteristischen Grübchen, sowie die unregelmäßigen, die Oberfläche von *Orbitolites* charakterisirenden, Vertiefungen verfolgt werden kann.

Bei Betrachtung der trockenen Schale von *Peneroplis pertusus* mit schwachen Vergrößerungen in Luft, bemerkt man, dass die gesamte Schalenoberfläche mit abwechselnden dunklen und hellen, in der Längsrichtung der einzelnen Kammern hinziehenden Streifen bedeckt ist. Diese Streifen entsprechen Rippen und Furchen zwischen denselben; die Rippen erscheinen glatt, während die Furchen mit kleinen, unregelmäßig angeordneten Vertiefungen bedeckt sind.

Die Scheidewände der Schalen von *Peneroplis* sind von großen Öffnungen durchbohrt, welche ursprünglich zum Durchtritt der Pseudopodien dienen; bei der Vermehrung der Zahl der Kammern stellen dieselben Öffnungen dar, mittels derer das Protoplasma zweier benachbarter Kammern zusammenhängt. Die Zahl dieser Öffnungen schwankt je nach der Größe der Kammer; d. h. je jünger und größer die Kammer ist, desto größer ist die Zahl der Öffnungen und umgekehrt.

Die genannten Öffnungen sind bald in einer Reihe bald in zwei Reihen angeordnet. Der letztere Fall ist offenbar durch Zweitheilung einer jeden, der in einer Reihe angeordneten Öffnungen, in einen rechten und linken Abschnitt bedingt, da alle Übergänge einer Öffnung in zwei nachweisbar sind. Es finden sich nämlich Fälle, in denen die Öffnung eine zungenförmige Vorwölbung in ihrer Mitte aufweist, oder in denen zwei einzelne Öffnungen an der äußeren Fläche des Septums in eine Öffnung an der hinteren Fläche übergehen. Der Rand der Öffnungen ist nach außen etwas umgebogen, so dass dieselben wie von einem niederen Kragen umgeben erscheinen.

Bei der Untersuchung der Mikrostruktur der Kalksubstanz der Schalen von *Peneroplis* und anderer Arten bediente ich mich vorwiegend der Methode der Erhitzung in Jodkalium, die mir Prof. BÜTSCHLI angegeben hat¹. Zu dem Zweck benutzte ich hauptsächlich Schalen, welche des protoplasmatischen Inhalts entbehrten. Die trockenen Schalen wurden für einige Minuten in einem Platinlöffelchen in Jodkalium, das über einem Bunsenbrenner geschmolzen war (der Schmelzpunkt liegt bei 634° C.), übergeführt; nach dem Erstarren wurde das Jodkalium aufgelöst und die Präparate dann zunächst in Wasser untersucht. Bisweilen wurden Fragmente der auf diese Weise bearbeiteten Schalen in gewöhnlicher Weise in Kanadabalsam eingeschlossen; bisweilen war es erforderlich, derartige Stückchen aus absolutem Alkohol im Thermostaten zu trocknen und dann direkt

¹ Siehe O. BÜTSCHLI, Einige Beobachtungen über Kiesel- und Kalknadeln von Spongien. Diese Zeitschr. Bd. LXIX. p. 235. 1901.

in geschmolzenen, rasch erhärtenden Kanadabalsam einzuschließen. Gleichzeitig wurden auch Kontrollbeobachtungen angestellt, d. h. Theile von Schalen wurden entweder in Wasser oder in gewöhnlichem, bisweilen auch in geschmolzenem Kanadabalsam untersucht, ohne sie vorher in Jodkalium zu erhitzen. Nach dem Erhitzen in Jodkalium sahen die Schalen durchaus einem Kreidestückchen ähnlich; hier und da war ein dunkler gefärbter Fleck wahrnehmbar, der offenbar außer Kalk noch etwas Kohle als Überrest verbrannter organischer Substanz enthielt.

Peneroplis pertusus.

Bei Untersuchungen mit schwachen Vergrößerungen zeigen die Schalenwände von *Peneroplis pertusus* eine feinkörnige Struktur, welche jedoch bei Betrachtung mit stärkeren Systemen faserartig erscheint.

Bei genauer Untersuchung von Quer- und Längsschnitten der Schalenwandungen von *Peneroplis pertusus* mit sehr starken Vergrößerungen und nach Erhitzen in geschmolzenem Jodkalium erwies es sich, dass die Gesammtdicke der Wandungen eine globulitisch-wabige Mikrostruktur hat. Die Wabenräume besitzen offenbar dickere Wände und haben eine größere Weite in den, den Schalenrippen angehörigen Partien der Wand als in denjenigen, welche den Furchen zwischen letzteren entsprechen (Taf. XXIV, Fig. 1).

Bei Betrachtung größerer Stücke der Schalen von *P. pertusus* lässt sich keine genauere Einsicht dieser Struktur gewinnen. Eine solche erhält man jedoch beim Zerdrücken solcher Stücke in kleinste Bruchtheilchen (sowohl in Wasser als auch in geschmolzenem Kanadabalsam) durch mehrfaches leichtes Klopfen mit einer Nadel auf das Deckglas. Die Schalenstückchen zerfallen dabei ungemein leicht in recht kleine Fragmente, die bisweilen nur zwei bis drei oder gar nur ein Wabenhohlraumchen enthalten (cf. Taf. XXIV, Fig. 2).

An derartig isolirten Fragmenten kann man sich davon überzeugen, dass die Struktur hier und da modificirt erscheint, da in den Knotenpunkten einzelner Waben der kohlensaure Kalk in beträchtlicherer Menge abgelagert ist in Gestalt von mehr oder weniger regelmäßigen kugeligen Gebilden. Ein solcher Bau erinnert durchaus an die von O. BÜTSCHLI beschriebene sogenannte globulitisch-wabige Struktur¹.

¹ Siehe O. BÜTSCHLI, Vorläufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen, Sphärokrystallen und die Struktur von Cellulose- und

Bisweilen ordnen sich die beschriebenen Wabenräumen augenscheinlich in mehr oder weniger regelmäßigen Reihen an, was bei oberflächlicher Untersuchung mit verhältnismäßig schwachen Vergrößerungen Veranlassung giebt, die Struktur der Schalen von *Peneroplis* als eine unregelmäßig fasrige anzusprechen.

Die äußerste Schicht der Rippen (Fig. 1) besteht aus Waben mit schwach ausgeprägten Knotenpunkten; die Waben weisen außerdem eine Anordnung auf, welche an den Bau eines Alveolarsaums erinnert.

Hinsichtlich der organischen Substanz der Schalen von *Peneroplis pertusus* gelang es mir festzustellen, dass dieselbe die gesammte Dicke der Kalkschale durchdringt. Anfangs erhielt ich bei meinen Versuchen hierüber recht unbestimmte Resultate; nach zwei bis drei resultatlosen Versuchen war es mir möglich einige Präparate anzufertigen, in denen vollkommen klar die erwähnten wechselseitigen Beziehungen in der Vertheilung der organischen und anorganischen Substanz der Schalen ersichtlich waren. Die bezüglichen Präparate wurden auf zweierlei Weise erhalten: entweder wurde die Schale nach Entfernung des plasmatischen Inhaltes auf einmal vermittle schwacher Lösungen von Essigsäure und Methylenblau decalcinirt und gefärbt, oder es wurde zunächst mit schwacher Säurelösung der kohlensaure Kalk entfernt und dann die organische Substanz gefärbt. Die besten Resultate ergab jedoch die Verfolgung des gesammten Verlaufs der Entkalkung unter dem Mikroskop.

Was die chemischen Eigenschaften der organischen Substanz angeht, so erwies sich dieselbe sowohl löslich in Mineralsäuren mittlerer Stärke (z. B. 10—15% Salzsäure), als auch in Alkalien. Bei Einwirkung von MILLON's Reagens nimmt sie eine schwach gelblich-rothe Farbe an, die an die Farbe einzelner rother Blutkörperchen erinnert. Es darf wohl als sicher betrachtet werden, dass die schwach rothe Farbe nur durch die geringe Menge und Dichte der organischen Substanz bedingt wird, dass also eine spezifische Eiweißreaktion vorliegt. Dies wird weiter bestätigt durch die Gelbfärbung der organischen Substanz nach Erhitzen mit Salpetersäure und Zufügen von Ammoniak (Xanthoproteinreaktion). Chitin ist daher die organische Substanz nicht, sondern ein Albuminoid.

Beim Färben tingirte sich die die innere Oberfläche der Schale bildende Schicht der organischen Substanz am stärksten.

Die Struktur des organischen Rückstandes der Schalen nach Entkalkung ist bei *Peneroplis* offenbar ebenfalls wabig (Taf. XXIV, Fig. 4). Wie sich jedoch diese Struktur zu der der Kalksubstanz verhält, ist mir klarzulegen nicht gelungen.

Orbiculina adunca.

Bei oberflächlicher Beobachtung erscheinen die Schalen dieser Rhizopode ähnlich wie bei den Perforata von einer großen Zahl Poren durchbohrt zu sein. Bei genauerer Untersuchung erweist sich jedoch, dass diese Öffnungen von geringer Tiefe sind und blind endigen.

Die Scheidewände sind von zahlreichen Öffnungen für den Durchtritt des Protoplasmas durchbohrt; dieselben erinnern durchaus an die Öffnungen bei *Peneroplis pertusus* und sind ähnlich diesen von kleinen Kragen umgeben.

Die Struktur der Schale genannter Art hat bei mittleren Vergrößerungen ein schwach-körniges Aussehen. An Exemplaren jedoch, welche erhitzt waren, tritt noch deutlicher als bei *Peneroplis* die globulitisch-wabige Struktur hervor. An der Oberfläche der Schalen, sowie um die beschriebenen Vertiefungen der Oberfläche (*V*) ordnen sich die Kalkbälkchen nach Art eines Alveolarsaumes an (Taf. XXIV, Fig. 5).

Miliolina.

Am besten ist die globulitisch-wabige Struktur der Schalen bei den Arten von *Miliolina* ausgeprägt, wo ich sie sowohl an Präparaten, die erhitzt waren, als auch an Schalenfragmenten, welche aus absolutem Alkohol getrocknet und in geschmolzenem Kanadabalsam eingelegt waren, wahrnehmen konnte.

Bei diesen Schalen erlangen die sphärischen Kalkanhäufungen in den Knotenpunkten der Waben eine sehr beträchtliche Größe und können sich häufig auch unmittelbar berühren. Dieser sehr charakteristische Bau tritt besonders deutlich an kleinen, durch Klopfen auf das Deckglas erhaltenen Fragmenten erhitzter Schalen hervor. Derartige Bruchstückchen werden am besten in Wasser, als in einem schwach brechenden Medium, untersucht. Fig. 6 zeigt eine Anzahl solcher Fragmente und ihre Verschiedenheiten. Aus dem Geschilderten geht hervor, dass die Mikrostruktur der *Miliolina*-Schale auf der Grenze zwischen einem globulitisch-wabigen und einem globulitischen

Bau steht. Die Knotenpunkte des Maschenwerks sind zweifellos Globuliten, welche bald direkt und inniger mit einander verwachsen, bald durch Fädchen oder Lamellen zu einem lockereren Maschen- oder Wabenwerk mit einander verbunden sind. Es sind dies Strukturen, wie sie BÜTSCHLI 1898, z. B. von geronnener löslicher Stärke (p. 69) schilderte, und wie sie nach seinen Erfahrungen bei Fällung verdünnter Lösungen von Kolloiden als lockerere oder festere Gerinnselbildungen sich abscheiden, indem die ursprünglich ganz getrennten und zähflüssigen Globuliten (d. h. feinste Tröpfchen) bei der Sedimentation und Erstarrung mehr oder weniger innig mit einander verschmelzen.

Polytrema.

Von Perforaten untersuchte ich zunächst *Polytrema miniaceum* Pall. sp., deren Kalkschalen eine sehr deutliche Mikrostruktur aufweisen. Es gelang mir diese Struktur nicht nur an Schalen, welche erhitzt waren, sondern auch an einfach zerkleinerten und in Wasser mit starken Vergrößerungen untersuchten wahrzunehmen.

Der Bau der Schalensubstanz ist auch hier ein globulitisch-wabiger, obgleich die einzelnen Knotenpunkte des Gerüstwerks nicht die regelmäßig sphärische Form aufweisen wie bei *Miliolina*, sondern im Gegentheil recht unregelmäßig gestaltet sind (Taf. XXIV, Figg. 7 bis 10). Charakteristisch für die Mikrostruktur dieser Schalen ist die relative Stärke der Gerüstbälkchen gegenüber den von ihnen umfassten Hohlräumchen. Dass auch diese Struktur durch Verschmelzung von Globuliten, unter Einschluss von Hohlräumchen entstand, dürfte namentlich aus Fig. 8 klar hervorgehen, welche die einzelnen Globuliten zum Theil noch gut erkennen lässt.

In meinen Präparaten fanden sich auch Stellen, wo die Kalkbälkchen sich in regelmäßigen parallelen Reihen anordneten.

Über die Mikrostruktur von *Polytrema*-Schalen hat bis jetzt nur MERKEL in seiner, der Beschreibung dieser Art gewidmeten Arbeit Einiges berichtet¹. Er erkannte unter BÜTSCHLI's Leitung schon, dass eine feinmaschige Mikrostruktur vorliegt.

Wie bekannt, ist die Schale dieser Art sehr komplicirt gebaut. Außer den bei allen Perforaten vorhandenen Poren finden wir bei ihr noch sogenannte Pfeiler. Bereits MERKEL lenkte die Aufmerksam-

¹ F. MERKEL, Beiträge zur Kenntnis von *Polytrema miniaceum* Pallas sp. Diese Zeitschr. Bd. LXVII. p. 27. Sep.-Abdr.

keit auf die radiäre Anordnung des Wabenwerks der Schalensubstanz um die Porenkanäle, wobei jedoch seine Befunde sich in einigen Punkten von dem unterscheiden, was ich beobachten konnte. Anfangs nahm ich mit MERKEL an, dass hier eine Anordnung vorliege, welche an die radiäre Anordnung der Waben des Protoplasmas um Vacuolen erinnert. Bei genauerer Beobachtung stellte sich jedoch heraus, dass die radiäre Strahlung um die Porenkanälchen etwas anderer Art ist. Die strahlige Struktur kommt nämlich hauptsächlich dadurch zu Stande, dass etwas dickere Züge des Gerüstwerks sich strahlig um den Porus gruppieren. Natürlich muss dieser Erscheinung eine gewisse strahlige Anordnung des gesamten Hohlräumenwerks zu Grunde liegen (Taf. XXIV, Fig. 9). Bisweilen fand ich jedoch Poren, um welche die Vertheilung der Substanz mehr oder weniger an die Abbildung MERKEL's (s. dort Fig. 19) erinnerte.

Der Bau derjenigen Pfeiler, welche hohl sind, weist auf dem Querschnitt (Fig. 10) die Besonderheit auf, dass etwa die innere Hälfte der Dicke der Pfeilerwand (*i*) einen radiär faserig-maschigen Bau besitzt. Diese Partie der Pfeilerwand besitzt gleichzeitig ein viel feineres Gerüstwerk als der äußere Wandtheil (*a*). Auf der Grenze beider Partien findet sich eine Zone von Hohlräumen, die durch sehr dicke und dunkle, radiär gestellte Balken geschieden werden (*g*).

Polystomella, Discorbina, Operculina.

Auf Schliffen durch die Schalen von *Polystomella* sp. lässt sich, wie auch bei vielen anderen Perforaten, wahrnehmen, dass die Poren nicht Kanäle von überall gleichem Durchmesser sind, sondern entsprechend der Schalenschichtung auf einander folgende Erweiterungen und Verengerungen zeigen (s. z. B. Fig. 14 von *Operculina*). Die Kalksubstanz der Schalenwand besteht aus alternirenden hellen und dunkeln, d. h. schwächer und stärker lichtbrechenden Schichten (bei tiefer Einstellung des Tubus), welche der Oberfläche der Schale parallel laufen, wobei die hellen Schichten den Erweiterungen, die dunklen den Verengerungen der Porenkanäle entsprechen. Die Dicke der Schichten ist nicht überall gleich, entsprechend der verschiedenen Länge der Glieder der Porenkanäle.

Ein ähnlicher Bau der Porenkanälchen findet sich bei *Discorbina* sp. und *Operculina complanata* Defr. sp. und ist, wie gesagt, bei den Perforaten sehr verbreitet. Bei *Operculina* (Fig. 14) haben die Verbreiterungen der Kanälchen im Vergleich zu denen von *Polystomella* eine mehr längliche, etwa kolbenartige Form.

Wodurch ist nun die Verschiedenheit der Schichten bedingt? Hierüber habe ich keine völlige Klarheit erlangt; doch dürfte es sehr wahrscheinlich sein, dass die dunklen Schichten von weniger poröser, d. h. dichter Kalksubstanz gebildet werden, während die dickeren und helleren Schichten aus poröserer, weniger dichter Substanz bestehen. Hierfür spricht das Bild, welches die Fragmente der Schalensubstanz von *Operculina* nach dem Erhitzen bieten (Fig. 15). Die dunklen Schichten zeigen keine Hohlräumchen, die hellen dagegen sind von zahlreichen Hohlräumchen durchsetzt.

Bei Beobachtung der obersten Schicht der Schalen von *Polystomella* und *Discorbina* konnte ich bisweilen wahrnehmen, dass dieselbe von zarten Linien oder Spalten durchzogen ist, welche sie in einen Komplex unregelmäßiger Vielecke zerlegt (Fig. 11). Diese Beobachtungen beziehen sich sowohl auf erhitzte Präparate, als auch auf solche, die einfach in Wasser untersucht wurden.

Offenbar gehen diese Spalten von der Oberfläche der Schalen durch die gesammte Dicke der Schalenwand hindurch und sondern sie in einzelne radiale Stücke, in welche die Wand auch bei leichtem Druck zerfallen kann (Fig. 12).

Die Frage nach dem Entstehen dieser Theilstücke bleibt für mich unaufgeklärt, wesshalb ich auch keine Vermuthungen aussprechen will. Da vielleicht angenommen werden könnte, dass hierbei die Erhitzung eine Rolle spielte, betone ich nochmals, dass diese Erscheinung auch an unerhitzten Schalen beobachtet wird; einer derartigen Annahme widerspricht auch der Umstand, dass die Schale keines der anderen untersuchten Rhizopoden nach dem Erhitzen Spuren einer solchen Erscheinung darbot.

Die Außenfläche der Schale von *Operculina* ist glatt, während die Innenfläche im optischen Querschnitt wie gezähnt erscheint, in Folge davon, dass die zwischen den dichtstehenden Poren befindliche Kalksubstanz in Form kleiner Höcker mehr oder weniger in den Schalenhohlraum vorspringt (Fig. 14 *Is*). Bei Betrachtung der äußeren Fläche sind die Poren am deutlichsten bei tiefer Einstellung des Mikroskops wahrzunehmen.

Was die Mikrostruktur der Kalksubstanz betrifft, so konnten auf Präparaten der erhitzten Schalen von *Polystomella* und *Discorbina*, die in eingedickten Kanadabalsam eingeschlossen waren, sehr gut die einzelnen kleinen sphäroidalen, mit Gas erfüllten Hohlräumchen wahrgenommen werden. Diese Hohlräume sind offenbar in zwei zu einander senkrechten Richtungen angeordnet, wobei ihre Durchmesser

recht verschieden sind; bisweilen sind sie auch ziemlich unregelmäßig gestaltet (cf. Fig. 13). Ein derartiger Bau der Schalensubstanz lässt sich sowohl auf Längs- als auf Querschnitten leicht konstatieren. Was aber hier, im Gegensatz zu der Struktur anderer Rhizopodenschalen, besonders auffällt, ist, dass die Hohlräumchen viel spärlicher sind und die Schalensubstanz daher nicht den wabigen Charakter zeigt, den wir sonst gewöhnlich fanden.

Kleine Schalenfragmente von *Discorbina* sp. dagegen, welche nach dem Erhitzen in sehr stark lichtbrechendem Cassiaöl untersucht wurden, wiesen eine prächtige Wabenstruktur auf (Fig. 18).

An Schalenfragmenten von *Operculina complanata* Defr. sp., und zwar sowohl solchen, welche in gewohnter Weise erhitzt, als auch solchen, welche direkt in geschmolzenen Kanadabalsam eingeschlossen wurden, ist sowohl auf Längs- als Querschnitten der Wand eine etwas unregelmäßige globulitisch-wabige Struktur gut zu erkennen (Figg. 15 u. 16).

Nur bei Untersuchung der allerkleinsten Schalenfragmente gelang es mir jedoch sicher festzustellen, dass auch hier die Bälkchen des Gerüstwerks als Verschmelzungsprodukte von Globuliten zu deuten sind (Fig. 17).

Wie gesagt, war in günstigen Fällen dieselbe Struktur auch an kleinen Bruchstücken ohne vorhergehendes Erhitzen wahrzunehmen.

Interessante Veränderungen der Schalensubstanz habe ich bei *Discorbina*, *Polystomella* und *Globigerina* dann beobachten können, wenn sie eine Viertelstunde und länger in geschmolzenem Jodkalium verblieben. Es erwies sich nämlich, dass dann die Struktur der Schalensubstanz eine Umgestaltung erleidet, ähnlich der von O. BÜTSCHLI beim allmählichen Umkrystallisiren erstarrter geschmolzener Schwefeltröpfchen beobachteten¹.

Es scheint mir, dass man sich diesen Vorgang in folgender Weise vorstellen kann. Wie hervorgehoben, hat der kohlen saure Kalk in den Schalen der drei oben erwähnten Rhizopoden eine mehr oder weniger deutlich ausgeprägte globulitisch-wabige Struktur. Unter dem Einfluss länger dauernder Erhitzung beginnt der kohlen saure Kalk in den Knotenpunkten des Wabengerüstes sich anzuhäufen und daselbst auszukrystallisiren in Form kleiner, gewöhnlich rhombenartig erscheinender und meist von ein bis mehreren Hohlräumchen erfüllter Gebilde (Figg. 19 u. 20), die sich sehr deutlich von der

¹ O. BÜTSCHLI, Untersuchungen über Mikrostrukturen des erstarrten Schwefels etc. Leipzig 1900. Cf. Taf. I, Fig. 4a, 4b u. 5.

wenig oder nicht veränderten wabigen Kalksubstanz unterscheiden lassen.

Doppelbrechung der Kalkschalen von Rhizopoden.

Außer den angeführten Beobachtungen über die Mikrostruktur habe ich noch einige an den Kalkschalen mariner Rhizopoden im polarisirten Licht angestellt. Derartige Beobachtungen können uns natürlich Material für einen Einblick in die innere Struktur des kohlensauren Kalkes ergeben. An den einzelnen Fragmenten des globulitisch-wabigen Gerüstwerks war leider, ihrer Kleinheit wegen, die Doppelbrechung nicht zu erkennen.

Bei Untersuchung ganzer Schalen erwies es sich, wie auch zum Theil schon früher bekannt¹, dass sie sich in optischer Hinsicht wie Sphärokrystalle oder Gruppen solcher verhalten. Bei *Globigerina bulloides* d'Orbg., *Hastigerina* (s. Fig. 21), *Discorbina* sp., *Planorbulina mediterranea* d'Orbg. verhält sich jede Kammer der Schale wie ein negativer Sphärokrystall mit ganz regelmäßigem schwarzen Kreuz, wie dies für *Globigerina* schon M. SCHULTZE, VALENTIN für eine fossile *Rotalia*, und v. EBNER für *Polystomella* zeigten. SCHAUF hat neuerdings bei *Globigerina* die Erscheinung wieder beobachtet, ohne Kenntnis der früheren Arbeiten. Bei *Heterostegina* ist das Kreuz der Längsrichtung der Kammern entsprechend verzerrt, indem die Kreuzschenkel paarweise durch einen dunklen Arm verbunden sind.

Die Kalkstacheln von *Hastigerina* verhalten sich wie optisch negative einachsige Krystalle.

Die Gesamtschalen von *Orbitolites* und *Peneroplis* verhalten sich bei der Betrachtung von der Breitseite interessanterweise wie optisch-positive Sphärokrystalle; doch tritt das schwarze Kreuz kaum oder nur wenig scharf hervor. Dagegen ist der optische Charakter bei Anwendung des Gipsplättchens l. O. an der Farbenvertheilung gut zu erkennen. Bei *Orbitolites* ist deutlich zu beobachten, dass sich die konzentrischen Kammerwände, sowie die Wände der Flachseiten, optisch umgekehrt verhalten, wie die radiär gerichteten; die letzteren verhalten sich wenigstens auf Dünnschliffen deutlich wie positiv ein-

¹ Siehe hierüber 1861, VALENTIN, Untersuchung der Gewebe in polarisirtem Licht (p. 207). — 1863, M. SCHULTZE, Verhandl. d. nat. hist. Ver. d. preuß. Rheinl. u. Westf. XX. p. 12. — 1887, V. v. EBNER, Über den feineren Bau der Skeletttheile der Kalkschwämme etc. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-phys. Kl. Abth. I. Bd. XCV. p. 135. — 1898, W. SCHAUF, Bericht der SENCKENBERG. naturf. Gesellsch. Frankfurt a. M. p. 27.

achsige, radiär um das Centrum geordnete Krystalle; die konzentrischen Wände und die Horizontalwände dagegen wie tangential angeordnete derartige Krystalle. Doch bedarf dies Verhalten in seinen Einzelheiten jedenfalls noch genauerer Untersuchung.

Aus Vorstehendem folgt, dass die optischen Achsen in den verschiedenen Schalenbestandtheilen nicht stets gleich orientirt sind, dass daher der optische Gesamtcharakter der Schalen jedenfalls ein Ergebnis der vorherrschenden Richtungen ist. Es darf daher auch nicht geschlossen werden, dass die kohlensaure Kalksubstanz der Schalen von *Peneroplis* und *Orbitolites* etwa von umgekehrtem optischen Charakter wäre, wie die der übrigen, vielmehr handelt es sich wohl nur um das Vorwiegen einer anderen Anordnung ihrer Elemente.

Die Kalksubstanz um die Ränder der Öffnungen in den Septen von *Peneroplis* erwies sich bei Betrachtung von der Fläche merkwürdigerweise optisch-negativ.

Gelegentlich untersuchte ich auch die Skelette einiger Radiolarien zwischen gekreuzten Nicols, wobei sich ergab, dass, wie bekannt, die Kieselskelette nicht doppelbrechend sind, während die Nadeln der *Acantharia* (ich untersuchte *Acanthometra*, *Acanthochiasma* und *Xiphocantha*) positiv doppelbrechend sind, d. h. die Achse kleinster optischer Elasticität (im Sinne der Krystallographen) fällt mit der Längsachse der Nadeln zusammen.

Heidelberg, im Oktober 1901.

(Eingesendet an die Redaktion December 1902.)

Erklärung der Abbildungen.

PK, Porenkanäle; p, Wabenhohlräume.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Ein Schalenfragment von *Peneroplis pertusus* erhitzt in geschmolzenem Jodkalium. Querschnitt der Rippen (r) und Furchen (f). Präparat im Wasser. Obj. 2 mm, Oc. 18 (SEIBERT). Tiefe Einstellung.

Fig. 2 a—e. Ganz kleine Bruchstückchen der Kalksubstanz der erhitzten Schale von *Peneroplis*. Präparat im Wasser. Obj. 2 mm, Oc. 18 (SEIBERT). Tief.

Fig. 3. Schiefer Querschnitt durch drei Kammern einer *Peneroplis*-Schale. *Pso*, die Öffnungen in den Scheidewänden. Kanadabalsampräparat. Obj. III, Oc. I (SEIBERT).

Fig. 4. Struktur der organischen Substanz der *Peneroplis*-Schale. Wasserpräparat. Färbung mit Methylenblau. Obj. 2 mm, Oc. 12 (SEIBERT).

Fig. 5. Ein Fragment der erhitzten Schale von *Orbiculina adunca* in geschmolzenem Kanadabalsam. Flächenansicht. Obj. 2 mm, Oc. 18 (SEIBERT). V, Vertiefung an der Oberfläche der Schale.

Fig. 6 a—h. Kleine Bruchstückchen der Kalksubstanz der erhitzten Schale von *Miliolina* sp. In Wasser. Obj. 2 mm, Oc. 18 (SEIBERT).

Fig. 7. Ein Schalenfragment von *Polytrema miniaceum* (nicht erhitzt). Präparat in geschmolzenem Kanadabalsam. Obj. 2 mm, Oc. 18 (SEIBERT).

Fig. 8. Ein Fragment der Schale von *Polytrema miniaceum* (erhitzt). In Wasser. Obj. 2 mm, Oc. 18 (SEIBERT).

Fig. 9. Ein Fragment der Schale von *Polytrema miniaceum* (nicht erhitzt). Porusquerschnitt. Präparat in geschmolzenem Kanadabalsam. Obj. 2 mm, Oc. 12 (SEIBERT).

Fig. 10. Ein Schalenfragment von *Polytrema miniaceum* (erhitzt). Pfeilerquerschnitt. Präparat in Wasser. Obj. 2 mm, Oc. 18 (SEIBERT). Pfo, Pfeilerlumen.

Fig. 11. Ein Schalenfragment von *Polystomella* (erhitzt). Polygonale Felderung der Oberfläche. Präparat in geschmolzenem Kanadabalsam. Obj. 2 mm, Oc. 18 (SEIBERT).

Fig. 12. *Polystomella* (erhitzt). Seitenansicht eines Schalenfragments, das den Feldern der Fig. 11 entspricht. In Wasser nach Erhitzung in Jodkalium. Obj. 2 mm, Oc. 18 (SEIBERT).

Fig. 13. Ein Fragment der *Polystomella*-Schale (erhitzt). Längsschnitt durch die Porenkanäle. Präparat in geschmolzenem Kanadabalsam. Obj. 1/12, Oc. 18 (SEIBERT).

Fig. 14. Halbschematische Zeichnung eines Schiffs durch die Schale von *Operculina complanata*. Mittlere Vergrößerung. Ins, innere Fläche der Schalenwand.

Fig. 15. Ein Fragment der Schale von *Operculina complanata* (erhitzt). Präparat in geschmolzenem Kanadabalsam. Längsschnitt. Obj. 2 mm, Oc. 18 (SEIBERT).

Fig. 16. Ein Fragment der Schale von *Operculina complanata* (erhitzt). Präparat in geschmolzenem Kanadabalsam. Querschnitt durch die Porenkanäle. Obj. 2 mm, Oc. 18 (SEIBERT).

Fig. 17 a—g. Ganz kleine Fragmente der Kalksubstanz der Schale von *Operculina complanata* (erhitzt). Wasserpräparat. Obj. 2 mm, Oc. 18 (SEIBERT).

Fig. 18. Ein Fragment der Schale von *Discorbina* (erhitzt). Präparat in Cassiaöl. Obj. 2 mm, Oc. 18 (SEIBERT).

Fig. 19—20. Zwei Fragmente einer *Discorbina*-Schale nach $\frac{1}{4}$ stündigem Erhitzen in geschmolzenem Jodkalium. Zeigt die Umwandlung der Kalkstruktur. Präparat in geschmolzenem Kanadabalsam. Obj. 2 mm, Oc. 12 (SEIBERT).

Fig. 21. *Hastigerina pelagica* zwischen gekreuzten Nicols. Schwache Vergrößerung.

Fossile Hirnformen.

I. Anchilophus Desmaresti.

Von

Richard Weinberg

in Dorpat.

Mit Tafel XXV.

Der Versuch, mit Hilfe von Schädelausgüssen die Hirnform ausgestorbener Lebewesen zu studiren, ist nicht neu. Neben einer Reihe von Carnivorenhirnen sind einige wenige einfacher gebaute Ungulaten (*Cainotherium*, *Oredon* etc.) nach Ausgüssen beschrieben worden (P. GERVAIS, A. MILNE-EDWARDS). Doch ist, da fossile Schädel nicht immer zu Abgusszwecken bereit stehen, die Anzahl der untersuchten Geschlechter und Arten recht beschränkt, andererseits die vorhandenen Darstellungen nicht immer hinreichend klar und instruktiv, um auch nur von den allerwesentlichsten Verhältnissen ein bestimmtes und zuverlässiges Bild zu gewähren.

In den hier mitzutheilenden Untersuchungen handelt es sich zudem nicht um gewöhnliche künstliche Ausgüsse von Hirnschädeln, nicht also um wissenschaftliche Artefakte, sondern natürliche versteinerte Kerne oder Abdrücke der Schädelhöhle ausgestorbener Säugethiere sind es, die mit dem Hinblick auf Gehirnform beschrieben werden sollen. Füllt eine mineralische Masse die Höhle allmählich, wie bei allen lacustrischen und ähnlichen Bildungen; schlägt sie gewissermaßen in statu nascendi — CaH^2O^2 ! — sich nieder, um späterhin langsam zum Salz zu erstarren und so doppelt innig der bedeckten Fläche sich anzuschmiegen; tritt endlich gleichzeitige Petrifikation der organischen Grundlage der Schädelwand selbst hinzu: dann entstehen Gebilde, die an Treue Alles überragen, was Künstlerhand durch sorgfältigstes Abformen, zumal wenn Schonung der »Form« selbst geboten ist, zu erreichen vermag. Die feinsten Züge des Reliefs treten in schärfster Ausprägung und größter Vollkommenheit hervor, wie ein

Blick auf die Abbildungen der Taf. XXV leicht erkennen lässt. Bei der intimen Adaption vieler Säugethierhirne, besonders der schlichtfurchigen, an ihre knöcherne Umhüllung erscheint die verhältnismäßig dünne Wand der Schädelkapsel so sehr als Form oder Negativ der umschlossenen Hemisphären, dass es erlaubt ist, die erhaltenen positiven Abgüsse in Beziehung auf Oberflächenmodellirung gewissermaßen als Ersatz für die Hirne selbst anzusehen.

Einen in der vorhin erwähnten Weise entstanden zu denkenden »Steinkern« der Schädelhöhle von *Anchilophus*, dessen Hirnform hier aus mehreren Gründen an erster Stelle zu betrachten ist, verdanken wir der Güte des Herrn Prof. Dr. ALEXANDER ROSENBERG, der das in seinem Besitz befindliche werthvolle Objekt in liberalster Zuvorkommenheit uns zur Untersuchung überließ.

Das Petrefakt, dessen Hauptansicht, von der dorsalen bezw. oberen Seite, Fig. 1 darstellt, betrifft *Anchilophus Desmaresti*, jenen Vertreter eocäner (oligocäner) Unpaarhufer, der in seiner Bezahnung (4P + 3M) noch recht primitive Verhältnisse aufweist und nach den Schädel- bezw. Hirndimensionen zu urtheilen den recenten Perissodactylen an Größe weit nachstand. Der Fund stammt aus dem Mergel von Castres, Département Tarn in Südfrankreich. Seine Masse besteht aus grobem Kalksandstein, kohlensaurem Kalk mit eingesprengten größeren Quarzpartikeln und -krystallen, die auf dem Bruch in großer Anzahl hervortreten.

Da die Abbildungen auf Taf. XXV das Fossil in seinen natürlichen Größenverhältnissen darstellen, können Zahlenangaben vermieden werden. Außer dem Ausguss der Schädelhöhle sind Theile der Schädelwand erhalten: vorn — Fig. 1 — ein großes Fragment des Frontale, das dem entsprechenden Felde des Ausgusses vollkommen adaptirt, auf seiner inneren (cerebralen) Fläche (Taf. XXV, Fig. 2) den Gyri korrespondirende Vertiefungen — *Impressiones digitatae* — und dazwischen Leisten oder Grate — *Juga cerebralia* — deutlich erkennen lässt. Auch ein ansehnliches Bruchstück des Parietale ist vorhanden, jedoch fest mit dem Steinkern verbunden; eine wohl ausgeprägte *Crista sagittalis*, die besonders distalwärts ansehnliche Höhe gewinnt, ist an ihm erkennbar. An der Basis treten — auf unserer Tafel nicht dargestellt — Reliefverhältnisse hervor, die unzweifelhaft dem Hinterhauptbeine entsprechen und zu dem hier erörterten Gegenstande keine unmittelbaren Beziehungen haben.

Nach Fortnahme des Frontale (Taf. XXV, Fig. 3) überblickt man vor und seitlich von dem Scheitelbeinfragment nahezu vollständig die

sämmtlichen Gebilde an der dorsolateralen konvexen Fläche der Großhirnhemisphären. Das Gehirn weist im Ganzen einen regelmäßigen, nach vorn hin sanft verjüngten Umriss auf, der nur in der Gegend des Sulcus suprasylvius eine leichte Einschnürung erfährt. Es liegt offenbar eine ausgesprochen chamäkephale Form vor, denn viel mehr als von oben ist an dem Objekt auch bei Betrachtung von der Seite nicht zu sehen, und doch fehlt an dem Abguss nur ein schmaler Saum des Operculum mit dem Stamm der Fissura Sylvii und darunter das Rhinencephalon. Ein anderer vollständiger *Anchilophus*-Schädel, den wir aus eigener Anschauung kennen, ist leider in so hohem Grade verdrückt, dass seine ursprüngliche Form jeder sicheren Beurtheilung sich entzieht.

Wir wenden uns nun zu einer kurzen Darstellung der Windungs- und Furchenverhältnisse des *Anchilophus Desmaresti*, so weit sie an dem vorliegenden Steinkern seines Schädels mit Bestimmtheit ermittelt werden können.

Um sofort eine klare Übersicht des Objectes, das der Beschreibung unterliegt, zu gewinnen, ist es vortheilhaft, zuerst die an ihm erkennbaren größeren Windungszüge in ihrer Lage und in ihren gegenseitigen Beziehungen kurz anzugeben, um später auf das Verhalten der Furchen näher einzugehen.

1. Die Gyri an der dorsalen und dorsolateralen Fläche von *Anchilophus*.

(Taf. XXV, Fig. 3 und 4.)

Von der Hemisphärenkante nach außen bzw. unten sind folgende für die Sippe der Ungulaten charakteristische Windungszüge sicher darstellbar:

1) Entsprechend der distalen Hälfte der rechten Hemisphäre erstreckt sich ein schmaler Saum des Gyrus cinguli, zum Theil von dem rechten Os parietale bedeckt. Linkerseits ist diese wichtige Windung durch das weiter lateralwärts erhaltene Parietale vollends dem Blick entzogen, doch wird aus der Anordnung der übrigen Windungen erkennbar, dass hier eine ganz analoge Dorsalwärtslagerung des Gyrus cinguli bzw. der hinteren Partie des Gyrus fornicatus und seiner Grenzfurche (des Sulcus splenialis, Fig. 4 *sp*) vorhanden ist, wie an der rechten Hemisphäre.

2) Ein langgestreckter sagittaler Zug, der distal aus dem Occipitalgebiet herkommt, um entsprechend den vorderen zwei Dritttheilen der Hemisphärenlänge randständig zu verlaufen, stellt als Gyrus marginalis

(Fig. 4 *M*) sich dar. Auf der linken Seite zeigt er hinten eine quere Einschnürung. Rechterseits ist eine starke Verbindungsbrücke zu dem sogenannten Gyrus suprasylviacus (*S*) vorhanden. Das Stirnende des Gehirns wird von dem Gyrus nicht kontinuierlich erreicht. Vielmehr findet sich etwa am vorderen Drittel der Hemisphärenlänge eine Einschnürung oder eine Art Unterbrechung seines Verlaufes, die, wie wir sofort sehen werden, durch den Sulcus cruciatus bezw. ein Analogon desselben hervorgerufen wird. Weiter proximalwärts ist eine ansehnliche Anastomose mit dem Gyrus coronalis vorhanden. Genauer ausgedrückt, spaltet sich die Windung hier in zwei Äste oder Wurzeln, eine laterale, zum Gyrus coronalis hinziehende, und eine proximale, polarwärts gerichtete. Distalwärts schwillt der Gyrus marginalis zu beträchtlicher Breite an, doch ist auch proximal seine Mächtigkeit nicht ganz gering; die Stelle, die dem Sulcus cruciatus entspricht, ist im Verlaufe der Marginalwindung am schwächigsten.

Das proximale Drittel des Gyrus marginalis trägt beiderseits je eine schräge Mantelkantenkerbe, davor rechts außerdem eine kleine trichterförmige Depression oder Delle. Es sind also selbst an diesem kleinen Gehirn bereits Anfänge oder Anlagen accessorischer Furchen vorhanden, sekundäre und tertiäre Differenzirungen, wie sie bei den großen Ungulaten bekanntlich in reichster Entwicklung auftreten.

3) Der Gyrus suprasylvius (Fig. 4 *S*) ist in ganzer Ausdehnung sichtbar, linkerseits in besonders scharfer Ausprägung sich darstellend. Seine Anordnung erscheint im Ganzen typisch für die Reihe der kleinen schlichthirnigen Ungulaten, indem die Kuppe der als Bogen gedachten Windung quer eingeschnürt erscheint, ein Verhalten, das den recenten Bovinae etc. nicht, zum mindesten nicht regelmäßig zukommt. Rechts ist, wie schon erwähnt, außerdem eine Brücke zu dem Gyrus marginalis vorhanden. Die proximale Hälfte der Windung ist, wie so oft auch bei recenten kleinen Ungulaten, in mehrere hinter einander liegende Querwülste gegliedert, deren proximalster beiderseits in den Gyrus marginalis umbiegt.

4) Von keiner ungewöhnlichen Entfaltung erscheint endlich auch der Gyrus ectosylvius (Fig. 4 *E*), der, wenn wir die Verhältnisse richtig auffassen, hier mit dem eigentlichen Gyrus sylviacus eine einzige zusammenhängende Masse, einen einheitlichen Bogenzug darstellt (*E*), der oben gut begrenzt, nach unten hin, sowie proximalwärts und distalwärts nicht weiter verfolgt werden kann.

Es sind also an dem vorliegenden eocänen Gehirn in entsprechender Anordnung sämtliche typische Windungszüge nach-

weisbar, die auf der Konvexität des Gehirns recenter kleiner Ungulaten als charakteristische Eigenthümlichkeiten dieser Thierarten angetroffen werden. Wir begnügen uns hier vorläufig mit ihrer allgemeinen Darstellung und gehen sofort zur Schilderung der Furchenverhältnisse über.

2. Die Sulci der konvexen Gehirnoberfläche von *Anchilophus*.

Im Ganzen und Großen ist das Bild der Furchen auf beiden Seiten des Gehirns, wie ein Blick auf Figg. 3 und 4 erkennen lässt, nicht wesentlich verschieden. Indessen besteht keine vollkommene Identität oder Symmetrie der Furchenkombinationen an beiden Hemisphären. Desshalb werden rechte und linke Seite mit Vortheil getrennt zu betrachten sein, damit die Übereinstimmung ihres Aufbaues um so schärfer hervortritt.

α. Rechte Hemisphäre.

Auf der rechten Seite des Gehirns von *Anchilophus* sind folgende Hauptfurchen zu unterscheiden:

- 1) Sulcus acuminis *ac*.
- 2) Sulcus suprasylvius *ss*.
- 3) Sulcus lateralis *l*.
- 4) Sulcus ansatus *an*.
- 5) Sulcus coronalis *co*.
- 6) Sulcus cruciatus *cr*.
- 7) Sulcus praesylvius *ps*.
- 8) Sulcus splenialis *sp*.

Das Verhalten der Furchen gestaltet sich im Einzelnen wie folgt:

1) Der Sulcus acuminis (Fig. 4 *ac*) schneidet vor der Längsmittle des Gehirns in die Substanz des Pallium ein. Er ist rein transversal und jedenfalls nicht ausgesprochen nach hinten gerichtet. Ihn umgibt ein bogenförmiger, schön gewölbter Windungszug, der seine Konvexität dorsalwärts bzw. medianwärts wendet. Hinter ihm verdecken anhaftende Schädelfragmente die Gehirnoberfläche. Die Fissura Sylvii selbst und ihre proximalen und distalen Fortsätze mit den hinzugehörigen Windungsgebieten sind leider nicht erhalten.

2) Der Sulcus suprasylvius (Fig. 4 *ss*) bedingt in der Ansicht von oben (Fig. 3) eine deutliche Einkerbung oder Deviation der Kontourlinie. Im Profil betrachtet scheint er aus einer tiefen dreieckigen bzw. trichterförmigen Einsenkung (Grube), die eine Windungsbreite

vor dem Sulcus acuminis ihre Lage hat, hervorzukommen. Er wendet sich sofort nach hinten und spaltet sich sehr bald in zwei Äste, von denen der eine direkt distalwärts streicht, der andere schief nach oben-hinten verlaufend den Sulcus ansatus (*an*) und somit indirekt das System der Coronalfurche erreicht.

3) Der Sulcus lateralis (Fig. 4 *l*) findet sich, entsprechend seinem typischen Verhalten bei vielen recenten Ungulaten, ziemlich weit nach außen gertickt. Er ist von ansehnlicher Länge, über etwa ein Drittel der Hemisphäre sich erstreckend, von hinten-lateral wie gewöhnlich vor-medialwärts gerichtet, wenig geschlängelt, mit T-förmigem, trichterartig vertieftem Vorderende, das frei aufhört, durch eine schmale Brückenwindung von dem Sulcus ansatus geschieden.

4) Der Sulcus splenialis (Fig. 4 *sp*) zeigt, sowohl was seine Lagerung betrifft, als auch in Hinsicht seiner Richtung und seines Verlaufes, das bekannte charakteristische Verhalten. Vorn und hinten, wo ihn das anhaftende Parietale überlagert, entzieht er sich dem Blick, doch ist er im Übrigen deutlich als tief einschneidende Furche zu erkennen, an die außen ein hochgewölbter langgestreckter Windungszug, der bereits geschilderte Gyrus marginalis, sich anlehnt.

5) Der Sulcus coronalis (Fig. 4 *co*) erscheint als einwärts konvexe, entsprechend ihrer Längsmittle medialwärts geknickte Furche, die an ihren beiden Enden gabel- bzw. T-förmig sich spaltet. Der distale quergestellte Aufsatz, den wir nach Analogie recenter Ungulatenhirne als Sulcus ansatus ansprechen (Fig. 4 *an*), tritt, wie bereits erwähnt, mit dem Sulcus suprasylvius in Verbindung. Der proximo-laterale Ast der Coronalis (Fig. 4 *d*) ist vielleicht als Sulcus (fissura) diagonalis KRUEG = Sulcus obliquus G. RETZIUS zu deuten, obgleich ein Zusammenhängen desselben mit dem Sulcus coronalis am Hirn recenter Ungulaten nicht zum Typus gehört.

6) Sehr bemerkenswerth an dem *Anchilophus*-Hirn ist das symmetrische Auftreten der Furche *cr* (Fig. 4, vgl. Fig. 3), die zweifellos gar nicht anders, denn als Sulcus cruciatus, zu deuten ist. Ihr Vorhandensein hier erscheint um so merkwürdiger und befremdlicher, als eine Querfurche an dieser Stelle, in ähnlicher Ausbildung und zumal, wie im vorliegenden Fall, mit dem Sulcus coronalis anastomosierend, unseres Wissens nur großen furchenreichen Ungulaten zukommt. Die Deutung des Sulcus cruciatus an dem Ungulatenhirn ist übrigens mit großen Schwierigkeiten verknüpft, besonders wenn (wie an unserem *Anchilophus*-Gehirn) vor der erwähnten *cr*-Furche beiderseits je ein schräger Sulcus auftritt, der in der Familie

der Elaphier allenthalben ausgebildet, gewöhnlich als Sekundärfurcation, als accessorische Furche angesehen wird.

7) Hervorzuheben an dem *Anchilophus*-Hirn ist endlich die Anwesenheit eines Sulcus praesylyvius (Fig. 4ps) in einer Entwicklung, die geradezu zum Bilde, zum Typ des recenten Ungulatenhirns gehört. Da die Furche von der Lateralfäche herkommt und ansehnliche Tiefe besitzt, so bedingt sie natürlich eine entsprechende Einkerbung des Kontours der Hirnhemisphäre (Fig. 3). Mit dem Sulcus coronalis tritt sie nicht in Verbindung.

β. Linke Hemisphäre.

In Beziehung der allgemeinen Form erscheint diese Hemisphäre (Fig. 3) im Ganzen ein wenig schwächer und proximalwärts stärker verjüngt, auch länger ausgezogen, als die rechte Hirnhälfte.

Die hauptsächlichsten Unterschiede der linken Hemisphäre gegenüber der rechten bestehen, so weit das Windungs- und Furchenbild in Betrachtung kommt, in Folgendem:

Bemerkt sei zunächst, dass der Sulcus splenialis links nicht etwa fehlt, sondern bloß durch das darüberliegende Os-parietale-Fragment dem Blicke entzogen bleibt.

Ob die Schrägfurche *m* (Fig. 4) eine Dependenz der Splenialis darstellt, ist mit voller Sicherheit nicht zu entscheiden. Sie ist anscheinend von geringer Tiefenausdehnung.

Merklich anders als rechterseits verhält sich der Sulcus lateralis an der linken Hemisphäre. Er giebt früh einen ansehnlichen, freilich recht seichten medialen Seitenzweig ab. Mit seinem Vorderende erreicht er, was rechts nicht der Fall, den sog. Sulcus ansatus, doch mag es sein, dass hier eine Sekundärfurche die Rolle der Vermittlerin spielt.

Der Sulcus suprasylvius verhält sich annähernd wie rechts, nur ist hier sein Bogen noch viel stärker ausgeprägt, als dort, was auch von dem gleichnamigen Gyrus und in noch höherem Grade von dem Gyrus ectosylvius gilt.

Der Sulcus acuminis ist als ähnliche Transversalfurche wie rechts angeordnet.

Dies gilt auch von dem Sulcus praesylyvius der linken Seite, der indessen merklich kürzer erscheint und etwas weiter proximalwärts gerückt, als die korrespondierende Furche der rechten Hemisphäre.

Der Sulcus coronalis ist deutlich stärker entwickelt, als links.

Er giebt dicht vor seiner Verbindung mit dem Sulcus cruciatus einen ansehnlichen Strahl nach außen ab, wodurch der Gyrus suprasylviacus noch stärker gefaltet erscheint, als dies an der rechten Hälfte des vorliegenden Gehirns der Fall ist.

Im Ganzen sind also an der linken Hemisphäre mehrere bemerkenswerthe Variationen des rechterseits bestehenden Furchenbildes zu erwähnen.

3.

Aus vorstehender Darstellung ist an der Hand der beigelegten Abbildungen mit Sicherheit zunächst das Eine erkennbar, dass auf der konvexen Seite des Gehirns von *Anchilophus Desmaresti* alle jene Furchen und Windungen in typischer Ausprägung hervortreten, die für das Schema des Ungulatengehirns seit langer Zeit als charakteristisch bekannt sind.

Was nun die morphologische Stellung des Gehirns von *Anchilophus Desmaresti* nach Maßgabe des uns hier vorliegenden Befundes betrifft, so ist ihm durch den Grad der Dorsalwärtslagerung medianer Gebilde (»Supination« KRUEG) sofort ein bestimmter Platz unter den Traguliden und kleinen schlichthirnigen Elaphiern angewiesen. Mit dem Auftreten stärkerer Sekundärfurchen und accessorischer Rindenfaltungen innerhalb der Elaphierreihe zieht sich der Sulcus splenialis von der Dorsalfläche der Hemisphärenrinde zurück. Bei den größeren Ungulaten (*Sus*, *Ovis* etc.) liegt diese Furche ganz median. Für die gleiche phylogenetische Stufe bezeichnend ist bei *Anchilophus* auch die verhältnismäßige Kürze des Sulcus coronalis in proximaler Richtung. Es lehrt eine allgemeine Übersicht, dass die Coronalfurche in ihrer Entwicklung stetig zum Stirnpole hin auswächst. Dass hingegen der Sulcus präsylium, wie zumal an der rechten Hemisphäre, verhältnismäßig weit dorsalwärts sich vorschiebt, erscheint als Ausdruck vorgeschrittener Differenzierung, als Anlehnung an reich gewundene Ungulatenhirne. Bei den kleinen recenten Hufern kommt der Sulcus praesylium, so weit unsere Kenntnis reicht, auf der dorsalen Fläche des Gehirns fast nie in größerer Ausdehnung zur Ansicht, erfährt vielmehr anscheinend eine Verlagerung proximalwärts in Richtung der Stirnpolfläche. Auch das Erscheinen des Sulcus cruciatus in der vorhin beschriebenen Anordnung stimmt nicht zum Bilde niederer Windungsformen, sondern tritt als offenbar vorgeschrittene Bildung zu dem Typ des Traguliden- und Elaphierhirns hinzu.

Mit dem Gehirn recenter Perissodactylen ist *Anchilophus* nicht ohne Weiteres vergleichbar. Schon seine Schlichthirnigkeit bedingt einen ausgesprochenen Gegensatz. Indessen scheint uns bei *Anchilophus* Zweierlei an Formen zu erinnern, die mehr oder weniger ausschließlich dem Gehirn großer Unpaarhufer zukommen. Nämlich 1) der eigenthümliche medianwärts geknickte Verlauf des Sulcus coronalis, der bei den Ruminantien und anderen Artiodactylen jedenfalls nicht zur Norm gehört, und 2) die weite Dorsalwärtslage-
rung des Sulcus praesylvius, eine Besonderheit, die übrigens schon an Artiodactylenhirnen hin und wieder Analogien findet.

So sehr *Anchilophus* in manchen Hinsichten auch am Hirn, wie in seiner Bezahnung (s. oben) etc. noch verhältnismäßig primitive Zustände verkörpert, so unverkennbar erscheint also in wesentlichen Beziehungen seine Zugehörigkeit zum Typ recenter Perissodactylen. Schon die allgemeine Form des *Anchilophus*-Hirns ist nichts weniger als primitiv. Von der Höhenentwicklung der Hemisphären giebt unser Fossil, da basale Theile ihm fehlen, keine sichere Kunde. Um so schärfer markirt sich der Gegensatz ihrer sanft abgerundeten, proximalwärts nur wenig verjüngten Form gegenüber den nach vorn hin spitz ausgezogenen Hirnen kleiner Ungulaten, denen *Anchilophus* im Windungstyp doch sonst nicht unähnlich ist. Ein Pferdehirn giebt in Oberansicht eine gute Vorstellung von der Gestaltung unseres *Anchilophus*-Hirns, das wie eine verkleinerte Ausgabe von jenem erscheint.

Zum Schlusse sei es gestattet, Herrn Professor Dr. ALEXANDER ROSENBERG-Dorpat pflichtschuldigst zu danken für die Erlaubnis, das im Vorstehenden beschriebene, seiner Sammlung angehörende Objekt untersuchen zu dürfen, aber auch für vielfache Belehrung, geschöpft aus dem Schatz seines großen morphologischen Wissens. Werthvolle autoritative Angaben in Betreff mineralogischer und geologischer Fragen, die bei dem Studium des *Anchilophus* auftauchten, sind uns von Herrn Professor N. ANDRUSSOW hierselbst ertheilt worden, was auch an dieser Stelle dankend hervorgehoben sei.

Dorpat, im Januar 1903.

Wichtigste Quellennachweise.

- P. GERVAIS, Mémoires sur les formes cérébrales des différents groupes des mammifères. Journal de Zoologie. I. Vgl. auch: Bull. Soc. philom. XXVI. — Zoologie et Paléontologie. 2^{me} édition. p. 86. Paris 1859.
- FLATAU u. JACOBSON, Handbuch der Anatomie und vergleichenden Anatomie des Centralnervensystems der Säugethiere. Bd. I. Berlin 1899.
- J. KRUEG, Über die Furchung der Großhirnrinde der Ungulaten. Diese Zeitschr. Bd. XXXI.
- A. MILNE-EDWARDS, Recherches anatomiques, zoologiques et paléontologiques sur la famille des Chevrotains. Annal. scienc. natur. 5^{me} série. Zoologie. II.
- R. OWEN, On the anatomy of the Indian Rhinoceros. Transact. Zool. Soc. London. IV.
- G. RETZIUS, Das Gehirn von *Ovibos moschatus*. Biolog. Untersuch. N. F. IX.
- V. ROGNER, Über das Variiren der Großhirnfurchen bei *Lepus*, *Ovis* und *Sus*. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX.
- ZITTEL, Handbuch der Palaeontologie. Bd. IV.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXV.

Fig. 1. Steinkern der Schädelhöhle von *Anchilophus Desmaresti*. Dorso-laterale Fläche. Fragmente des Schädeldaches (Frontale und Parietale) sind erhalten.

Fig. 2. Vorderes Schädelfragment (Frontale), von der inneren (cerebralen) Fläche gesehen. Impressiones digitatae und Juga cerebralis sind zu erkennen.

Fig. 3. Gleiche Ansicht wie Fig. 1 nach Fortnahme des Frontale. Man überblickt beide Großhirnhemisphären.

Fig. 4. Geometrische Kontourzeichnung von Fig. 3, um das Verhalten der Hirnfurchen und Hirnwindungen zu erläutern (vgl. Text).

Die Abbildungen entsprechen den natürlichen Größenverhältnissen. Figg. 1 bis 3 wurden nach Originalphotographien des Verf. photographisch in Kupfer und Zink reproducirt.

Über Furchung und Gastrulation bei *Cucullanus elegans* Zed.

Von

E. Martini, stud. med.

aus Rostock.

Mit Tafel XXVI—XXVIII und 8 Figuren im Text.

Da durch die neueren Arbeiten von BOVERI, ZUR STRASSEN und Anderen über die ersten Stadien der ontogenetischen Entwicklung bei einer Reihe von Nematoden völlige Klarheit geschaffen ist, erschien auch über den *Cucullanus elegans* eine derartige Untersuchung wünschenswerth; denn es ließen sich bei dieser Form nach den Angaben und Darstellungen BÜTSCHLI's in mancher Hinsicht abweichende Verhältnisse erwarten. So schlug mir denn mein hochverehrter Lehrer Herr Professor Dr. SEELIGER im Spätsommer 1901 vor, mich an die Lösung dieser Aufgabe zu machen. Im Folgenden will ich nun mittheilen, was sich mir bei meiner Untersuchung über den Verlauf der Furchung und der Gastrulation ergeben hat. Zuvor jedoch möchte ich Herrn Professor SEELIGER meinen wärmsten Dank aussprechen für das Interesse, mit dem er meine Fortschritte begleitete, und die wirkungsvolle Unterstützung, die meine Bemühungen stets bei ihm gefunden haben. Eben so sei es mir gestattet, Herrn Professor Dr. WILL an dieser Stelle für seine lebhafteste Theilnahme und manche Förderung meiner Arbeit, besonders in ihren Anfängen, herzlichst zu danken.

Um so lieber wandte ich mich meiner Aufgabe zu, als, wie gesagt, bisher in der Litteratur sich wenig Angaben über diese Entwicklungsperiode des *Cucullanus* finden. Die Dissertation von GABRIEL (Berlin 1853) beschäftigt sich zwar mit derselben, hat aber doch ganz andere, allgemeinere Ziele im Auge und bietet verhältnismäßig sehr wenig Thatsächliches. Ferner findet man über die Ontogenese dieses Wurmes Einiges bei KÖLLIKER (1843), SCHNEIDER (1866)

und LEUCKART (1876), auch bei VAN BENEDEN (1869), dessen äußerst schematische Abbildungen aber durchaus keine Vorstellung von den thatsächlichen Verhältnissen zu geben vermögen. So sehr auch endlich die erwähnte Mittheilung von BÜTSCHLI »zur Entwicklungsgeschichte des *Cucullanus elegans*« (1876) an Bedeutung für unseren Zweck obige Arbeiten übertrifft, geht dieselbe doch auf die ersten Furchungsstadien fast gar nicht ein, und man konnte andererseits, da zu der Zeit, als BÜTSCHLI seine Untersuchungen anstellte, nur sehr einfache Methoden üblich waren, auch in Betreff der Gastrulationsvorgänge erwarten, dass sich die Angaben dieses Forschers noch in einigen Punkten von Interesse ergänzen lassen würden, zumal derselbe seine Beobachtungen nur bei Gelegenheit anderer Untersuchungen gemacht hat. Dazu widersprechen die neuerdings erschienenen Arbeiten von CONTE (1901 und 1902) den Angaben BÜTSCHLI's so vielfach, dass eine genaue Untersuchung aller einschlägigen Punkte nur noch wünschenswerther erscheinen musste.

Da nun dies meines Wissens Alles ist, was bisher über die Entwicklung des *Cucullanus elegans* in der Litteratur mitgetheilt worden ist, und in Betreff anderer Nematoden die Arbeiten von HALLEZ (1885), BOVERI (1887, 92 und 99), ZUR STRASSEN (1892 und 96), LIST (1893 und 94), SPEMANN (1895) und ZIEGLER (1895) alles das enthalten, was bei dem engen Rahmen unserer Untersuchung zum Vergleiche von Interesse ist, auch alles Wichtige aus der älteren Litteratur in ihnen seine Besprechung findet, glaube ich, durch einen geschichtlichen Überblick nicht aufhalten zu dürfen.

Weil in den Barschen aus der Rostocker und Ribnitzer Gegend, wie sie hier zu Markte gebracht wurden, unser Parasit nur selten vorkommt, ließ ich mir aus Schwerin wiederholt Barsche schicken. Unter diesen traf ich selten ein Thier, bei dem ich nicht in den Pylorusanhängen insgesamt etwa 1—10 große Weibchen von *Cucullanus elegans* fand. Die Männchen halten sich von dieser Stelle abwärts im Darmkanal auf, wie schon SCHNEIDER (1866) angiebt. Zur Verbreitung des *Cucullanus elegans* konnte ich ferner feststellen, dass er bei Malchin zu den regelmäßigen Parasiten des Barsches gehört. Dasselbe berichtet SCHNEIDER (l. c.) auch von Berlin.

Da jedes große Weibchen sämtliche Entwicklungsstadien bis weit über das letzte von mir hier besprochene hinaus meist in reichlicher Menge enthält, stand mir genügend Material zu Gebote, um mehrere Fixirungs- und Färbemethoden zu versuchen. Ich verwandte

zum Fixiren der durch möglichstes Zerzupfen des Mutterthieres freigemachten Embryonen: 1) die von BÜTSCHLI angegebene 2%ige Lösung von Essigsäure in physiologischer Kochsalzlösung und erhielt bei Nachfärbung mit Alaunkarmin sehr hübsche Totalpräparate. 2) Pikrinessigsäure und 3) Pikrinschwefelsäure fixirten gut und gaben mit Boraxkarminfärbung nach BOVERI's Angabe gute Totalpräparate. Ein Versuch mit Hämatoxylin dagegen misslang. Auch Sublimat, Platinchlorid, so wie Gemische der Chrom- und Osmiumsäure fixirten gut, ließen aber keine so schönen Färbungen zu wie obige Mittel. Endlich habe ich mit 0,5%iger Osmiumsäure mit oder ohne Zusatz von 2% Essigsäure bei Verzicht auf weitere Färbung für die Untersuchung der ersten Furchungsstadien brauchbare Präparate erhalten.

Das zum Schneiden bestimmte Material habe ich mit vom RATHschen Platinchloridpikrinosmiumessigsäuregemisch (VOM RATH 1896), mit Pikrinessigsäure oder Formol fixirt. Die Embryonen wurden einzeln orientirt und in Schnittserien von 6 μ Schnittdicke zerlegt. Die mit Osmiumgemisch behandelten wurden dann mit rohem Holzessig reduziert, die anderen mit sehr dünnem Hämatoxylin oder besser mit Alaunkarmin gefärbt und mit sehr dünner Essigsäure oder salzsaurem Alkohol differenzirt, wodurch es gelang, die Kerne und auch die Zellgrenzen deutlich zu machen. Doppelfärbungen mit Orange-G. zeigten keine Vortheile.

Für das Studium der ersten Furchungsvorgänge schien es entschieden nothwendig, denselben Embryo von allen Seiten betrachten und zeichnen zu können. Dies wurde erreicht, indem das zu untersuchende Objekt in dicken Kanadabalsam gebracht und mit einem durch feine Glasfäden gestützten Deckgläschen bedeckt wurde. Durch Verschiebung des letzteren konnte dann der Embryo nach allen Seiten hin und her gerollt werden. Natürlich musste die Untersuchung dann sofort vorgenommen werden, ein Nachtheil meines Verfahrens gegenüber dem sonst fast gleichen von BOVERI und ZUR STRASSEN, das ich aber bei meinem Objekt nicht mit Erfolg anwenden konnte, da die Dünne seiner Embryonalhülle eine direkte Berührung mit dem Deckglase verbot. Bei älteren Embryonen, bei denen die dorso-ventrale Abflachung schon stärker ausgeprägt ist, war das Rollen nicht mehr nöthig; denn die Lagebeziehungen der Zellen zu einander ließen sich bei ihnen in Folge der Kleinheit und Durchsichtigkeit des Objektes durch Betrachtung von derselben Seite und verschiedene Einstellung des Mikroskopes ganz gut ermitteln.

Bei der Untersuchung lebender Objekte stieß ich auf dieselbe

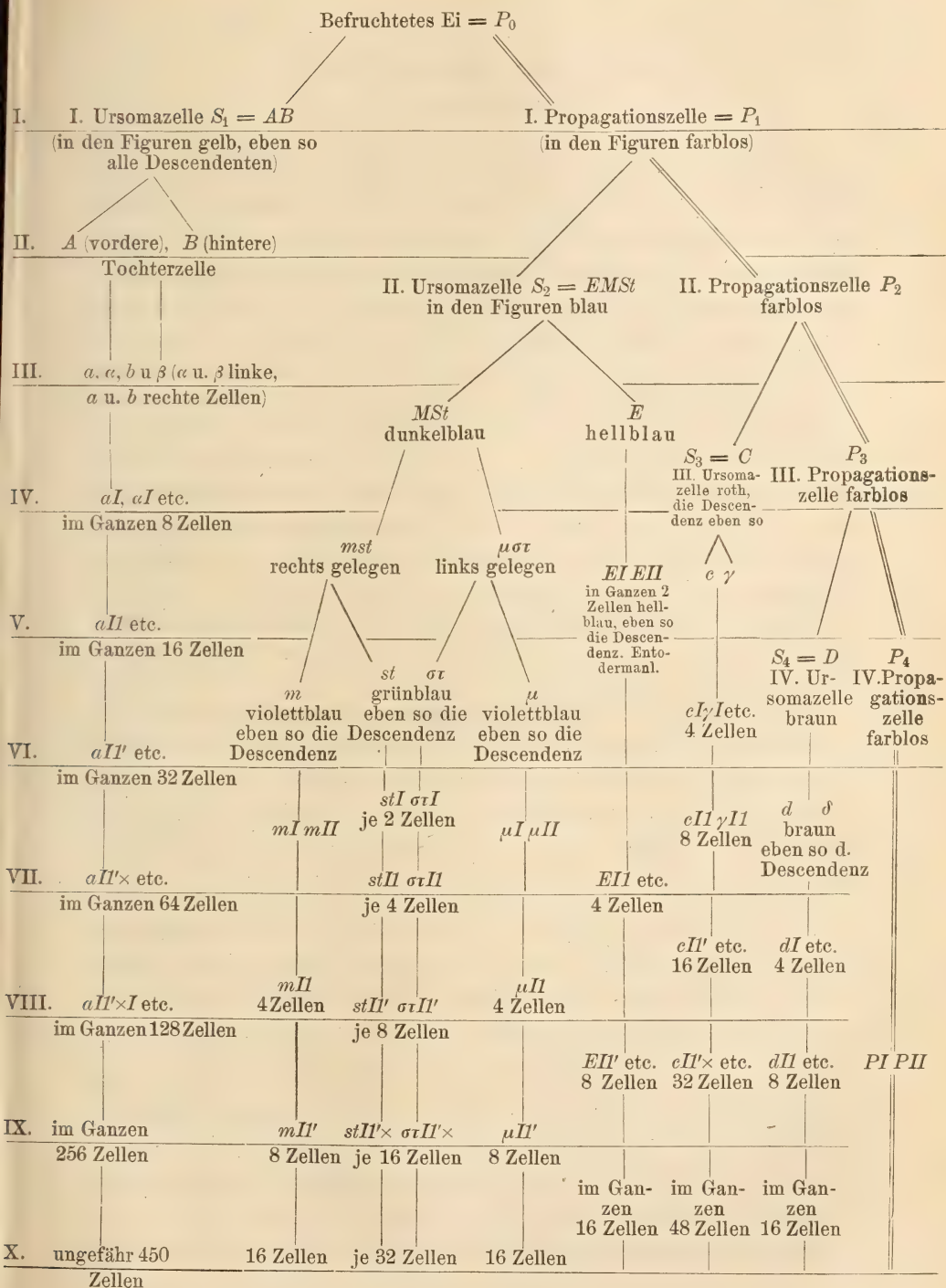
Schwierigkeit wie BÜTSCHLI, dass nämlich Kochsalz- oder Eiweißlösung, dieselben sofort verändert. Ich habe mich daher auf die von BOVERI und ZUR STRASSEN benutzte vergleichende Methode beschränkt.

Bei der Ausführung der Figuren zum ersten Theile der Arbeit war eine Benennung der einzelnen Zellen für die Verständigung unumgänglich nothwendig. Aber auch eine farbige Abtönung schien für die Übersichtlichkeit von Nutzen. In Beidem habe ich mich völlig an BOVERI angeschlossen, d. h. ich habe die ihrer Abstammung und Lage nach homologen Zellen und Zellgruppen eben so benannt und mit denselben Farben gegeben wie dieser. Ich bitte daher die Bezeichnungen nur so zu verstehen. Ich selbst habe mir kein klares Urtheil über das spätere Schicksal aller Zellgruppen bilden können, und es darf daher aus der grünblauen Farbe und den Buchstaben *st* und *στ* nicht gefolgert werden, dass ich der Meinung wäre, alle so bezeichneten Zellen bildeten allein die Anlage des Stomatodäum. In den Figuren zu älteren Stadien musste ich übrigens für die Abkömmlinge der ersten Ursomazelle mehr Indices verwenden, als ich bei BOVERI vorfand. Hier habe ich noch die Bezeichnungen *x* und *y*, *xI*, *xII*, *yI* und *yII* angewendet. Um eine rasche Übersicht dieser Bezeichnungen zu ermöglichen, gebe ich gleich hier die genealogische Tabelle, auf die ich weiter unten noch zurückkommen muss.

Die körperliche Darstellung, die ich von den ersten Stadien zu geben versucht habe, schien für die älteren flacheren Embryonen kein wesentlicher Vortheil und ist daher bei ihnen unterblieben. Auf histologische Genauigkeit machen nur die Figuren 1—4 *a* Anspruch. Im Übrigen sind die Kerne und die Theilungsfiguren nur nach ihrer Lage und Größe eingetragen.

Warum endlich die Zellgrenzen bald als einfache, bald als doppelte Linien gezeichnet wurden, werde ich unten sogleich erörtern.

Bei den Figuren zur Gastrulation habe ich auf Farbengebung verzichtet, weil es mir, wie gesagt, nicht gelungen ist, bis hierher die Abstammung der einzelnen Zellen genau zu ermitteln. Eben so lehnt sich die Buchstabenbezeichnung dieser Figuren weder an die bei BOVERI noch an die meines ersten Theiles an.



Furchung und Bildung der Placula.

I. Beobachtungen.

Ich komme jetzt zu den Resultaten meiner Untersuchung, doch möchte ich noch Einiges vorausschicken, ehe ich die Genealogie der Embryonalzellen zu besprechen anfangе. In seiner mehrfach erwähnten Arbeit schreibt BÜTSCHLI: »Nachtragen will ich hier noch, dass bei der von mir gewählten Präparationsmethode der *Cucullanus*-Eier sich gewöhnlich mehr oder weniger regelmäßig von jeder Furchungskugel in der schönsten Weise eine dichtere hautartige Protoplasmaschicht abhebt. Da wo zwei Furchungskugeln oder Zellen in Berührung stehen, sieht man diese hautartigen Schichten derselben sich vereinigen und als eine gemeinsame Trennungsschicht zwischen die beiden Zelleiber eindringen. An schon hoch entwickelten Platten hatte ich häufig Gelegenheit zu sehen, wie diese Hautschicht sich von den Rändern der Platte in ihrer ganzen Ausdehnung abhob und von ihr Fortsätze zwischen je zwei der sich berührenden Randzellen entsprangen.« GABRIEL spricht in seiner Dissertation von einer Zellmembran der Furchungskugeln, die er mit Essigsäure zur Ansicht gebracht habe. In dieser Membran glaube ich, mit Recht, die von BÜTSCHLI erwähnte helle Schicht zu sehen.

Ich selbst fand bei allen gut gefärbten jüngeren Embryonen in jeder Zelle eine äußere homogene, fast farblose Zone von verschiedener Dicke. Ausläufer des Innenplasma dringen nicht in sie ein, vielmehr ist sie von demselben überall scharf abgesetzt. Sie umgiebt das gefärbte Innenplasma, das die Hauptmasse der Zelle bildet und den Kern enthält, von allen Seiten und trennt es von dem der Nebenzelle, indem sie sich im Innern des Embryo an die helle Außenschicht der Nachbarzellen anschließt und mit ihr eine helle scheinbare Zwischenschicht bildet, in der die Zellgrenze verläuft, bald deutlich gefärbt, bald schwer nachweisbar. Näheres über die Natur dieser Schicht habe ich nicht ermittelt, doch scheint mir ihre geringe Färbbarkeit gegen ihre Beurtheilung als einfache Plasmaverdichtung zu sprechen. Das von BÜTSCHLI zuletzt beschriebene Phänomen der Abhebung am ganzen Rande konnte ich nicht beobachten. Weil nun die Zellgrenzen, wenn überhaupt sichtbar, doch meist mit dem Zeichenapparat nicht aufs Papier zu bringen waren, die helle Zwischenschicht dagegen, fast stets sichtbar, ein genaues Einzeichnen der dunkeln inneren Hauptmasse jeder Zelle gestattete, habe ich die so erhaltenen

doppelten Zellgrenzen oft beibehalten müssen, oft aus Bequemlichkeit beibehalten, da mir dadurch die Verständlichkeit der Figuren nicht beeinträchtigt zu werden schien. Natürlich dürfen diese Doppellinien nicht zu dem Missverständnis verleiten, als ob es sich hier um eine Interzellulärsubstanz handle.

Im Übrigen habe ich im Plasma nur eine feine Granulirung wahrgenommen, geformte Dottertheile habe ich meist nicht bemerkt. Nur bei Embryonen, die mit FLEMMING'scher Lösung oder mit vom RATH'schen Platinchloridpikrinosmiumessigsäuregemisch fixirt waren, zeigten sich schwarze Kugeln von recht verschiedener Größe in allen Zellen, die vielleicht auf fettige Einschlüsse deuten. Dagegen spricht aber der Umstand, dass ich diese Kugeln nach Fixirung nur mit Osmiumsäure oder mit Osmiumessigsäure wahrzunehmen nicht im Stande war. Von den früheren Beobachtern der *Cucullanus*-Entwicklung giebt nur GABRIEL das Vorhandensein von Dotterelementen an. Ich möchte mich ihm nur auf diese wenigen Beobachtungen hin doch nicht unbedingt anschließen.

Die Kerne sind während des Processes der Furchung und Keimblätterbildung im Ruhestadium stets groß und bläschenförmig, meist von kugeligter Gestalt. Ihr Durchmesser ist etwa halb so groß als der der Zelle. Das Chromatin ist fein vertheilt, so dass der Kern granulirt erscheint. In den jüngeren Embryonen erscheint er bei Karminfärbung heller als das umgebende Protoplasma. Die Kernmembran ist sehr deutlich. Bei der Kerntheilung in den somatischen Zellen, konnte ich nie Diminutionsvorgänge beobachten, doch scheinen die Chromosomen in den somatischen Zellen älterer Embryonen in der Form von denen bei jüngeren verschieden. Die Länge erscheint im Verhältniss zur Dicke viel geringer bei den ersteren, so dass man bei ihnen die Gestalt der Chromosomen kaum noch stäbchenförmig nennen kann. Was die Anzahl der Chromosomen betrifft, so fand ich bei mehrfachen Zählungen, die ich jedoch nur an Nachkommen der Zelle AB (vgl. Tabelle p. 505) angestellt habe, ihrer zwölf (Fig. 4 a).

In Betreff der Zellgenealogie stimmen meine Resultate, die ich stets zuerst selbständig gewann und dann Stadium für Stadium mit den Figuren zur STRASSEN's verglich, mit den Angaben dieses Autors und BOVERI's bis auf geringe Abweichungen überein. Ich werde desshalb diese ganze Periode der embryonalen Entwicklung möglichst kurz in der Art von Erläuterungen zu den Figuren behandeln.

Figur 1. Der Embryo besteht aus zwei Zellen, die aus dem befruchteten Ei durch inäquale Theilung hervorgegangen sind. Die

größere von beiden, in der sich in unserer Figur schon wieder eine Kernspindel gebildet hat, ist die erste Ursomazelle, S_1 oder AB , die bei *Ascaris* nur ektodermale Elemente liefert. Sie übertrifft die kleinere um das Zwei- bis Dreifache an Größe. Letztere repräsentirt uns die erste Propagationszelle P_1 , oder das zweite Glied der Keimbahn, wobei wir die befruchtete Eizelle als erstes Glied zählen. Auch in ihr ballt sich das Chromatin zusammen, was auf eine nahe Theilung deutet. Bei beiden Zellen ist deutlich die helle äußere Plasmaschicht wahrnehmbar.

Übrigens ist der Unterschied dieser beiden Furchungskugeln manchmal erheblich geringer, manchmal auch wieder beträchtlich größer, doch scheint er mir im Ganzen um das genannte Verhältnis zu schwanken. Es ist mir jedoch nicht möglich, in diesen Thatsachen eine Bestätigung der Angabe GABRIEL's zu sehen, dass die Differenz zweier Blastomeren gleich nach der Theilung am größten sei, um dann immer kleiner zu werden und zuletzt ganz zu verschwinden. Wäre das der Fall, so müßte man doch erwarten dies Ziel in unserer Figur bereits erreicht zu sehen.

Figur 2. Die Orientirung ist dieselbe wie in Fig. 1. Die Theilung ist in der ersten Ursomazelle vollzogen und hat zwei etwa gleich große Blastomeren ergeben. In der Propagationszelle ist die Kerntheilung ihrem Ende nahe, doch ist die Spindel nicht parallel der gemeinsamen Achse der oberen Zellen gerichtet. Die drei Zellen sind unter einander etwa von gleicher Größe, ein Umstand, der ebenfalls gegen die obige Angabe von GABRIEL spricht.

Figur 3. Die Orientirung ist dieselbe wie in der vorigen Figur. Aus der ersten Propagationszelle sind zwei unter sich fast gleiche Zellen hervorgegangen. Ihre gemeinsame Achse ist der der oberen Zellen parallel, was gegenüber der Spindelrichtung in der vorigen Figur eine Verschiebung bedeutet. Somit stellt sich der Embryo als eine aus zwei großen und zwei kleinen Blastomeren gebildete rautenförmige Figur dar. Es zeigt sich hierin wohl eine Andeutung des Verhaltens, wie wir es während dieser Theilung bei *Strongylus paradoxus* nach SPEMANN (1895) und noch extremer bei *Ascaris* finden.

Wie bei diesen Formen ist auch beim *Cucullanus elegans* bereits am vierzelligen Embryo eine Orientirung möglich. Die beiden großen Zellen bezeichnen uns die Dorsalseite und zwar die am spitzen Winkel das Vorderende, die beiden kleinen demgemäß die Ventralseite und zwar die am spitzen Winkel das Hinterende des Embryo. Wir bezeichnen von den großen dorsalen Zellen, den Tochterzellen der

Ursomazelle S_1 , die vordere mit A , die hintere mit B . Unter den kleineren ventralen Abkömmlingen von P_1 haben wir in der vorderen die zweite Ursomazelle S_2 oder $EMSt$ vor uns, aus der nach den vorliegenden Angaben für *Ascaris* etc. Entoderm, Mesoderm und Stomatodäum entsteht. Die hinterste Zelle ist die Propagationszelle P_2 , das dritte Glied in der Keimbahn.

Figur 4. In a ist die Orientirung umgekehrt wie in der vorigen Figur. Der Embryo zeigt uns die linke Seite. In den Zellen A und B sind Kernspindeln ausgebildet, deren Äquatorialplatten wir von der Fläche sehen, und in denen wir zwölf Chromosomen zählen können. b zeigt uns einen gleichalterigen Embryo von der Ventralseite, wo wir denn bei tiefer Einstellung erkennen, dass die Spindeln nicht genau gleich gerichtet sind. Denn während die in B fast genau transversal gerichtet ist, weicht die in A rechts ein wenig nach oben ab, worin sich schon der Beginn einer Asymmetrie kund giebt. — Es sei hier übrigens gleich bemerkt, dass ich im Folgenden die Ausdrücke oben gleich dorsal und unten gleich ventral promiscue gebrauchen werde.

Figur 5. Die Orientirung entspricht der von Fig. 4 b . Es zeigt sich hier nach erfolgter Theilung auch die Asymmetrie deutlicher. Die Tochterzellen von B , b und β , liegen sich zwar symmetrisch links und rechts gegenüber, von den Abkömmlingen der vorderen Zelle A aber erscheint der rechte a etwas nach hinten und oben, der linke α etwas nach unten verrückt. Dabei hat sich ersterer etwas in die Mediane gedrängt und die Schwester ein wenig nach links hinausgeschoben. Fig. 6 zeigt deutlich die hieraus sich ergebende Neigung der gemeinsamen Achse der beiden linken Zellen gegen die der beiden rechten. Der Embryo ist so orientirt, dass wir ihn von links und etwas von oben betrachten. Einen Fortschritt gegen den vorigen bietet er in so fern, als in den Zellen P_2 und $EMSt$ durch die Ausbildung von Spindelfiguren eine Theilung eingeleitet ist, die in beiden Zellen etwa transversal verlaufen wird.

Figur 7. Der achtzellige Embryo ist in a von der Dorsalseite, in b vom Bauche und in c von der linken Seite betrachtet dargestellt. Die Zellen $EMSt$ und P_2 haben sich quergetheilt. Dabei ist aus $EMSt$ eine große vordere Blastomere hervorgegangen, die nach BOVERI's Angabe für *Ascaris* die Anlage von Mesoderm und Stomatodäum enthalten würde, und eine kleine hintere, aus der sich das Entoderm bildet. An sie schließt sich von den Tochterzellen von P_2 eine zweite kleine Zelle an, P_3 , sie ist ein viertes Glied in der

Keimbahn und wird von der ihr auflagernden Schwesterzelle, der dritten Ursomazelle S_3 oder C , fast um das Doppelte an Größe übertroffen. Diese vier Zellen bilden einen Bogen in der Medianebene, der sich hinten zwischen b und β anschließt, vorn an a , auch die Zelle α berührend, die von der Schwester immer mehr nach links hinaus geschoben wird.

Figur 8. Der hier von der Ventralseite dargestellte Embryo zeigt gegen den vorigen zwei Fortschritte. Einmal sind die Zellen β und b von der Zelle S_3 aus einander gedrängt. Dadurch hat letztere die Zelle α , die jetzt ganz in die Medianebene eingetreten ist, von hinten her erreicht, so dass nun die Abkömmlinge von P_1 mit a zusammen einen medianen Ring von fünf Zellen bilden. Ein zweiter Fortschritt spricht sich darin aus, dass sich die AB -Zellen wieder zur Theilung anschicken.

Figur 9 stellt einen zwölfzelligen Embryo dar, in a von der Dorsal-, in b von der Ventralseite, und in c von links gesehen. Die Zellen der ersten Familie haben ihre Theilung vollzogen. Dabei sind die Nachkommen von a , aI und aII , in der Medianebene verblieben, so dass der oben erwähnte Ring jetzt sechs Zellen umfasst. Die beiden letztgenannten Zellen stellen den Querbalken einer T-Figur dar, deren Stamm, von den durch Quertheilung aus b entstandenen Zellen bI und bII gebildet, auf der rechten, in c uns abgekehrten Seite des Embryo dem medianen Ringe aufliegt. Denselben lagern links die Zellen αI , αII , βII , βI auf, einen Rhombus bildend, dessen große Diagonale dem Stamme der T-Figur parallel ist. Somit sehen wir auch beim *Cucullanus* gerade so wie bei *Ascaris* alsbald eine geometrische Symmetrie wieder gewonnen, indem um eine durch die Mitte von αII , βII , bI und bII , zu legende Ebene sich die Zellen so gruppieren, dass den Blastomeren aII , S_3 , P_3 und βI die etwa gleich großen aI , MSt , E und αI genau symmetrisch gegenüber liegen.

Figur 10. Der Embryo ist in a von der Rücken-, in b von der Bauchseite dargestellt. Die Zelle MSt hat sich hier der Länge nach in eine Zelle mst und eine linke $\mu\sigma\tau$ getheilt, zwischen die sich E einkeilt. Damit ist der mediale Ring zerstört. Spindeln lassen eine gleiche Theilung wie in MSt in der nach obiger Betrachtung zu ihr symmetrisch gelegenen Zelle C oder S_3 und eine Quertheilung von E erwarten.

Figur 11 zeigt diese Theilungen vollzogen. EI und EII verbleiben hinter einander geordnet in der Medianebene, zu der die Tochterzellen von S_3 , c und γ , links und rechts symmetrisch liegen. Zwischen

letztere keilt sich P_3 ein. Die Orientirungen sind in dieser und den nächsten Figuren dieselben wie in Fig. 10. Sie zeigen stets in *a* die dorsale, in *b* die ventrale Ansicht.

Figur 12. In der *B*-Gruppe der ersten Familie zeigen sich Vorbereitungen zur Theilung, indess die Zelle P_3 , die doch der vorigen Generation angehört, noch völlig ruht.

Figur 13. In der *B*-Gruppe ist die Theilung vollzogen, in der *A*-Gruppe sind die Spindeln ausgebildet. Die Zelle P_3 ruht aber noch immer völlig, nicht einmal eine Verdichtung des Chromatins war in ihr wahrzunehmen. Leider ist es mir nicht gelungen, diesen Embryo genau zu orientiren.

Figur 14. Dieser Embryo stellt bezüglich der *AB*-Zellfamilie eine Zwischenstufe zwischen den beiden vorigen Objekten dar, die uns zeigt, wie groß der Vorsprung der *B*-Gruppe vor der *A*-Gruppe sein kann. Dagegen ist hier P_3 bereits getheilt in eine vordere ventrale Blastomere P_4 , das fünfte Glied in der Keimbahn, und eine hintere dorsale, S_4 oder *D*, die bei *Ascaris* wie S_1 und S_3 wieder ektodermalen Elementen den Ursprung giebt. Diese Figur ist ein Beweis dafür, dass die Reihenfolge der Theilungen, auch beim *Cucullanus*, wenn auch gesetzmäßiger als bei *Ascaris*, doch durchaus nicht so konstant ist wie die Theilungsrichtung.

Figur 15 zeigt die Theilung der *AB*-Familie vollendet. Ich will die resultirende Lagerung der einzelnen Furchungskugeln zu einander hier nicht besprechen; denn ich habe die Genealogie in dieser Zellfamilie hauptsächlich desswegen so genau verfolgt, weil es mir erscheinen wollte, als ob die vergleichende Methode nur bei Kenntnis aller Zellen jedes Objektes sichere Resultate verbürge. Auch wollte ich gern feststellen, wie weit in dieser Zellgruppe die Übereinstimmung mit *Ascaris* gehe. Hierüber aber verschafft man sich durch den Vergleich von Figuren rascher ein Urtheil, als durch den Vergleich von Beschreibungen, und man wird z. B. finden, dass meine Fig. 15 *b* von ZUR STRASSEN's Fig. 17 *a* nur darin abweicht, dass bei mir die Zelle *EI* nicht die vor ihr gelegenen *mst* und $\mu\sigma\tau$ aus einander getrieben hat und daher die Zellen P_4 und *D* nicht so weit auf die Ventralseite rücken konnten.

Figur 16. Die Zellen *mst*, $\mu\sigma\tau$, *c* und γ haben sich quergetheilt. Letztere haben sich am Hinterende der Dorsalseite etwa zu einem Quadrat angeordnet. Die ersteren umfassen die *E*-Zellen in einem Bogen von vorn. Von ihnen würden die vorderen nach den Verhältnissen bei *Ascaris* die Zellen des Stomatodäum, die hinteren die

des Mesoderms hervorzubringen haben. Auf diesem Stadium finden wir eine neue Abweichung von ZUR STRASSEN's Figuren. In der *AB*-Familie sind nämlich bei *Cucullanus* die Zellen *aIII* und *aII2* neben einander angeordnet, während wir bei ZUR STRASSEN in Fig. 20 *b* für *Ascaris* entsprechend der größeren Länge des Embryo die homologen Zellen *IAl1α* und *IAl1β* hinter einander liegen sehen.

Die immerhin noch recht große Gleichheit in der Zellanordnung ist um so bemerkenswerther, als wir auf diesem Stadium schon die bekannte von gleichalterigen *Ascaris*-Embryonen recht verschiedene Gestalt des *Cucullanus*-Embryo treffen. Über diesen Punkt sagt KÖLLIKER (1843): »Ich sah den Klumpen der Embryonalzellen während des Auftretens der verschiedenen Generationen derselben immer mehr seine Kugelgestalt verlieren, erst eiförmig rund, dann länglich eiförmig, zugleich in einer Richtung der Querachse platt werden.« BÜTSCHLI bestätigt diese Angaben; er sieht auch, wie sich aus dem Folgenden ergibt, die Form der zweischichtigen Zellplatte etwa auf diesem Stadium für ausgebildet an. Eine Furchungshöhle fand er nicht. Ich kann BÜTSCHLI's Angaben nur bestätigen. Auf dem achtzelligen Stadium konnte ich eine Furchungshöhle noch nicht entdecken, und schon auf dem zwölfzelligen sehen wir die dorso-ventrale Abflachung sich anbahnen. Vergleicht man hier in Fig. 9 die dorsale oder die ventrale Ansicht mit der seitlichen, so erkennt man unschwer, wie erheblich der longitudinale und der transversale Durchmesser den dorsoventralen übertreffen. Ferner wird aus einem Vergleich meiner Fig. 9 *c* mit ZUR STRASSEN's Fig. 8 oder BOVERI's Fig. 14 leicht die verhältnismäßige Verkürzung der dorsoventralen Achse bei *Cucullanus* gegenüber *Ascaris* erkannt. Eben so wird eine Betrachtung meiner Fig. 11 vom fünfzehnzelligen Stadium neben BOVERI's Fig. 16 oder ZUR STRASSEN's Fig. 13 keinen Zweifel lassen, dass auch die transversale Achse beim *Cucullanus* im Verhältnis zur Längsachse schon jetzt weit größer ist als bei *Ascaris*. Meine Fig. 12 vom 24-zelligen Embryo neben BOVERI's Fig. 19 zeigt dasselbe noch deutlicher. Zugleich wird der dorsoventrale Durchmesser immer geringer, in weit höherem Grade als bei *Ascaris*, so dass man schon beim Embryo von 18 Zellen (meine Fig. 16, BOVERI's Figg. 21 und 22, und Fig. 20 *a* bis *d* bei ZUR STRASSEN) die Plattenform fertig ausgebildet findet.

Figur 17. Der wenig gut orientirte Embryo zeigt uns wieder deutlich das Voraneilen der hinteren Gruppe der ersten Zellfamilie bei der Theilung. Bemerkenswerther aber ist, dass während dieser

Theilung die beiden *E*-Zellen völlig in die Tiefe versinken, d. h. von den Zellen *m*, *μ*, *st*, *σ* und *P*₄ fast völlig bedeckt werden.

Figur 18. Die Theilungen in der *AB*-Familie sind vollendet. Die Entodermanlage ist wieder an der Oberfläche erschienen, nur die hintere der beiden Zellen wird noch theilweise von der Propagationszelle bedeckt.

Hier muss ich BÜTSCHLI's Fig. 1 erwähnen. Dieselbe stellt einen Embryo dar, wie ich ihn zufällig nicht gefunden habe. Es ist wie meine Fig. 17 ein Übergangsstadium von der 28-zelligen zur 44-zelligen Placula. Der Embryo ist in *a* von der Ventral-, in *b* von der Dorsal-seite betrachtet. Demgemäß finden wir die *MSt*-, *E*-, *D*-, und *C*-Zellen noch genau wie in meiner Fig. 16. Nur die Zelle *P*₄, die schon jetzt mit den andern Zellen nicht ganz in einer Ebene liegt, scheint übersehen. Von den *AB*-Zellen finden wir ungetheilt und treffen sie an derselben Stelle wie in meiner Figur die Zellen *aIII*, *aII2*, *aI2* und wohl auch *αIII* und *αII2*. Wie aber die Zellen der Randgruppen zu bezeichnen sein würden, kann ich nicht angeben, da ich erstlich nicht weiß, ob eine Zelle vielleicht beiden Platten gemeinsam ist, und ob nicht die Fig. *b* nur durch tiefere Einstellung des Mikroskopes gewonnen wurde, und dann spiegelbildlich ist, und zweitens vor Allem weil die Kerne nicht genau genug dafür eingezeichnet sind.

Figur 19. Bei diesem Embryo haben sich wieder die Nachkommen von *P*₁ getheilt. Zurückgeblieben sind nur *P*₄ und die Entodermanlage. Letztere weicht hierdurch von dem Verhalten der homologen Zellen bei *Ascaris* ab und bleibt auch auf späteren Stadien immer um eine Theilung hinter diesen zurück. Um diese Gruppe bilden die Stomatodäumzellen vorn einen vierzelligen Bogen, während ihr jederseits die *m* und *μ* Zellen zu zweit anliegen. Die *D*-Zelle hat sich längs getheilt, ihre Abkömmlinge schließen hinten den Bogen um die *E*-Gruppe. Die beiden hinteren *C*-Zellen haben sich ebenfalls längs getheilt und umgreifen in flachem Bogen die *D*-Zellen; dabei sind sie mehr ventralwärts verschoben, als sie vor der Theilung lagen. Die vorderen Schwesterzellen haben sich quergetheilt. Ihnen dankt eine fast quadratische Gruppe die Entstehung, die sich von hinten in die Masse der ersten Zellfamilie einkeilt.

Figur 20. Die *AB*-Familie hat wieder eine Theilung hinter sich, und mit ihnen haben sich die *St*- und *E*-Zellen getheilt. Die Figur entspricht der 31 *a* und *b* von ZUR STRASSEN, von der sie sich wesentlich dadurch unterscheidet, dass dort acht, hier vier *E*-Zellen, dort zwei, hier nur eine Propagationszelle vorhanden sind. Auch machen

sich mehr und mehr Verschiedenheiten in der Lage der Zellen zu einander geltend, die durch die völlig abweichende Gesamtform des *Cucullanus*-Embryo bedingt sind. Liegen die Verhältnisse in den mittleren Partien auch noch fast völlig gleich, so sind sie in den Randgruppen nur um so verschiedener, so dass sich die Lagerung derselben beim *Cucullanus* kaum auf die bei *Ascaris* wird zurückführen lassen. Auch auf der Mitte der Ventralseite zeigt sich eine Verschiedenheit, indem dort die *st*-Zellen beim *Cucullanus* zu einem Rhombus zusammengedrängt sind und keine Linie bilden wie bei *Ascaris*. Übrigens gehören in diesen Gruppen rechts wie links die beiden vorderen Blastomeren als Schwesterzellen zusammen und eben so die beiden hinteren.

Figur 21. Hier finden wir wieder bei der Nachkommenschaft von P_1 bedeutende Fortschritte. Die Familie der *C*-Zellen hat sich wieder gefurcht bis auf eine, in der aber die Verdichtung des Chromatins die bevorstehende Kerntheilung anzeigt. Aus der dorsalen Vierergruppe sind durch Quertheilung acht Zellen hervorgegangen, die sich, zu zwei Längsreihen geordnet, von hinten in die Masse der ersten Zellfamilie einkeilen. In der ventralen Gruppe haben sich die mittleren Glieder längs-, die seitlichen quergetheilt. Letztere haben sich dabei eingeschoben zwischen die *D*- und die hinteren *m*- resp. μ -Zellen einerseits und die *B*-Zellen andererseits, durch die sie nun vom Rande der Ventralplatte abgeschnitten werden. Die *D*-Gruppe hat sich ebenfalls getheilt; sie bildet einen hinteren inneren, die ventralen *C*-Zellen einen hinteren äußeren Bogen um die letzte *E*-Zelle. An diese Familien schließen sich nach vorn zu rechts die *m*-, links die μ -Zellen an, letztere transversal getheilt, erstere sich zu solcher Theilung anschickend. Auch bei den Stomatodäoblasten finden wir die Anzeichen einer bevorstehenden Theilung; dagegen ruhen nach wie vor die *P*- und *E*-Zellen. Die Kerne in dieser Gruppe finden wir etwas tiefer als bei den übrigen Nachkommen von P_1 , die sich um jene mit Ausnahme der dorsalen Schwanz-(*C*-)zellengruppe zu einem elliptischen, im größeren hinteren Abschnitte bereits doppelten Kranze angeordnet haben.

Figur 22. Die *AB*-Familie hat sich wieder gefurcht, eben so die Familie der Stomatodäoblasten, wodurch der eben erwähnte Kranz fast durchaus zweireihig geworden ist. Dabei hat sich letztere jederseits in zwei Gruppen getheilt, eine vordere innere Reihe, die Nachkommen von *stI* und $\sigma\tau I$, und eine hintere äußere, die von *stII* resp. $\sigma\tau II$ stammt. Die inneren Reihen berühren sich vorn von jeder Seite

mit zwei Zellen, ihre hinteren drei Zellen jederseits machen den vorderen Theil des inneren Ringes um die *E*-Zellen aus. Die äußere Gruppe bildet jederseits eine fast gerade Reihe, den Seitentheil des äußeren Ringes.

Figur 23. Endlich hat sich die Propagationszelle getheilt, ihre beiden Nachkommen, die Urgeschlechtszellen, liegen der Entodermananlage auf, deren Elemente sich ebenfalls getheilt haben, so dass wir ihrer acht finden. Auch die *D*-Zellen sind von einer Furchung betroffen und haben, nach beiden Seiten zu zwei Viererreihen aus einander rückend, die Entodermananlage mit den *C*-Zellen in Berührung treten lassen. Letztere finden wir ebenfalls bis auf drei getheilt, doch hat sich die Lage dieser Zellfamilie als Ganzes nur wenig geändert.

Figur 24. Das Objekt ist nur in der ventralen Ansicht dargestellt. Hier weist es gegen das vorige Stadium darin Fortschritte auf, dass sich die *m*- und die μ -Zellen getheilt haben und sich gleichzeitig schon in den *St*- und *AB*-Zellen Furchungen theils vollziehen, theils vollzogen haben. Hingegen steht es hinter der vorigen Figur dadurch zurück, dass die letzte *E*-Zelle und die linke *D*-Gruppe noch ungetheilt sind. Auf diesem Stadium bilden die Nachkommen der Zellen mI_2 und mII_2 rechts und μI_2 und μII_2 links eine innere, die der Zellen mI_1 und mII_1 rechts, μI_1 und μII_1 links eine äußere Viererreihe, der nach wie vor rechts die Zellen $st'II_2$ und $st''II_2$, links $\sigma\tau'II_2$ und $\sigma\tau''II_2$ aufliegen. Zu bemerken ist, dass die letzten Zellen der inneren Reihe jederseits sich nach hinten zu zwischen die ersten *D*-Zellen und die Entodermananlage schieben. Die zugehörige Dorsalansicht würde einige Theilungen innerhalb der *AB*-Gruppe im vorderen Theile aufzuweisen haben, sonst aber keine Fortschritte gegen Fig. 23a zeigen.

Figur 25. Es ist wieder nur die Ventralansicht gegeben. In diesem Embryo ist die Theilung der *MSt*- und der *AB*-Familie auf der Unterseite fast vollendet. Erstere bildet mit den *D*- und den ventralen *C*-Zellen zusammen einen zwei bis drei Zellen breiten Gürtel um die Entodermananlage. Als wichtig ist zu beachten, dass die Nachkommenschaft der Blastomeren $stII_2$ und $\sigma\tau II_2$ rechts und links die Stelle ihrer Eltern beibehalten haben, also der *m*- resp. μ -Gruppe seitlich aufliegen und an die ersten ventralen *C*-Zellen sich anschließen, und zweitens, dass im Verhältnis zur Gesamtgröße des Embryo und der einzelnen Zellfamilien eine Streckung der *st*- und $\sigma\tau$ -Familie gegen das Vorderende hin durchaus nicht zu beobachten ist,

dass vielmehr ihre Hauptmasse nicht vor, sondern seitlich von der Entodermanlage sich findet.

II. Theoretische Erörterungen.

Von hier ab wurde es mir unmöglich, die weiteren Theilungen der Zellgruppen zu verfolgen. Die Menge der Zellen und die Unregelmäßigkeiten der Furchungen erschweren die Verfolgung der Vorgänge außerordentlich. Dabei werden die meisten Elemente so klein, dass die ZEISS'sche $\frac{1}{18}$ -Immersion nicht mehr genügend auflöst, jedenfalls aber bei der Lichtstärke des mir zur Verfügung stehenden Apparates eine Vergrößerung nicht gestattet, wie ich sie nöthig hätte, um mich unter den Zellen zurecht finden zu können. Da vorliegende Ausführungen jedoch meine erste wissenschaftliche Arbeit bilden, sehe ich mich genöthigt, hier, ehe ich weiter gehe, von den Gründen Rechenschaft zu geben, die mich zu der oben vertretenen Auffassung dieser Entwicklungsvorgänge bestimmten, damit der Leser, der mich ja noch nicht kennt, sich ein Urtheil über den Grad der Zuverlässigkeit der einzelnen Angaben zu bilden im Stande ist. Dabei werde ich zugleich die Verhältnisse innerhalb der *AB*-Familie näher zu besprechen haben. Ehe ich jedoch damit beginne, muss ich noch einige allgemeinere Betrachtungen vorausschicken.

In gleichalterigen Embryonen ist die Anordnung der Zellen ziemlich genau gleich, und selbst die Verschiedenheit in der Gesamtgestalt der einzelnen Embryonen, von denen einige verhältnismäßig beträchtlich gestreckter sein können als andere, ist für die Lagebeziehungen der Blastomeren zu einander von höchst geringer Bedeutung, wie es ja auch von den anderen Nematoden bekannt ist. Ich nehme nun an, ganz wie es auch bei jenen geschieht, dass in gleichalterigen Embryonen gleich gelegene Zellen von gleich gelegenen Elternzellen abstammen oder, was dasselbe sagt, dass gleich gelegene Blastomeren sich in gleicher Richtung theilen. Dafür spricht, dass, ganz wie bei den bisher genauer analysirten Jugendstadien anderer Nematoden, sich auch bei *Cucullanus elegans* die Furchungsspindeln in gleichen Zellen stets gleichgerichtet finden, auch die Tochterzellen, wo sich solche sicher bestimmen ließen, dieser Richtung entsprechend angeordnet waren. Dieser Satz ist mir für die Analyse der älteren Stadien besonders wichtig, wo ich ihn auch noch durch die oben angeführten Thatsachen bestätigt fand, ein genaues Belegen jedes einzelnen Übergangsstadium mit zahlreichen Präparaten aber aus nahe liegenden Gründen nicht mehr zweckmäßig ist.

Ferner ist über die Symmetrieverhältnisse zu sagen, dass der Embryo, wenn er nach dem zwölfzelligen Stadium jede Symmetrie verloren hat, eine solche wieder anstrebt, und jedenfalls da festhält, wo sie noch nicht gestört war. Letzteres trifft auf die P_1 -Klasse zu, ersteres findet sich in einem großen Theile der B -Gruppe. Diese Symmetrie wird dadurch erhalten, dass symmetrisch gelegene Zellen sich in etwa symmetrisch gelegenen Richtungen theilen. Diesen Satz fand ich in den Partien des Embryo, wo überhaupt Symmetrie vorlag, stets bestätigt. Nimmt man ihn als allgemeingültig an, so wird natürlich viele Arbeit gespart und ein rasches Verständnis der Verhältnisse wesentlich erleichtert, doch habe ich mich dieses Arguments in meiner Beweisführung nur selten bedient.

Um in einer vollständig überzeugenden Weise die Richtigkeit meiner oben gegebenen Darstellung darzuthun, habe ich einige Textfiguren angefertigt und natürlich so ausgewählt, dass sich an möglichst wenigen Figuren möglichst viel erkennen ließ. Auch diese Figuren sind alle streng naturgetreu gezeichnet.

Dass zuerst die Theilung in der größeren Zelle des zweizelligen Stadium sich vollzieht, folgt, ganz abgesehen von der Ungleichzeitigkeit der Vorbereitungen zur Theilung, schon aus der ungefähr gleichen Größe der drei nachher vorhandenen Furchungskugeln. Dass ferner diejenige Zelle, welche sich von diesen zuerst theilt, die Blastomere P_1 ist, ergibt sich daraus, dass die kleinere Zelle oft schon während der Furchung der großen Vorbereitungen zur Karyokinese zeigt, was bis zur völligen Ausbildung der Spindel gehen kann. Selten sind dreizellige Embryonen mit drei ruhenden Kernen. Übrigens war diese Reihenfolge der Theilungen zu erwarten und entspricht den bei anderen Nematoden beobachteten Verhältnissen. Nun kommen wieder die beiden großen Zellen an die Reihe, wie uns Fig. 4 zeigt und wie auch die ungefähr gleiche Größe aller Furchungskugeln des sechszelligen Stadium erkennen lässt.

Dass die sich jetzt zur Theilung anschickenden Zellen die Blastomeren P_2 und S_2 , also die Nachkommen von P_1 sind, geht nicht mit Sicherheit aus ihrer Lage hervor. Zwar entspricht dieselbe völlig den aus Fig. 4 zu erwartenden Beziehungen, d. h. die Karyokinese spielt sich in zwei benachbarten Blastomeren ab, von denen die eine alle übrigen, die andere nur drei derselben berührt. Doch würde dies auch auf die Zellpaare α und β , α und $EMSt$, P_2 und β passen. Entscheidend sind hier dieselben Gründe wie beim dreizelligen Stadium. Die Zurückführung des acht- auf den sechszelligen Embryo ergibt

sich leicht aus der genau gleichen Lage der S_1 -Zellen, aus dem Neuauftreten zweier kleiner Zellen, die ihrer Größe nach nicht Schwesterzellen sein können, und der Richtung der Spindeln in Fig. 6. Der von der P_1 -Gruppe gebildete Halbring, von dem wir nach der nächsten Haupttheilung die Endzellen S_3 und MSt als die größten, die Mittelzellen P_3 und E als die kleinsten Blastomeren des nunmehr zwölffelligen Embryo wiederfinden, ermöglicht an diesem die Auffindung von vorn und hinten. Durch die Anordnung der AB -Zellen, deren wir links von der Medianebene mehr zu finden erwarten mussten als rechts, ist links und rechts und damit auch oben und unten bestimmt. Haben wir den Embryo so orientirt, so sehen wir die erste neue Spindel stets in der medio-ventralen Zelle, die beiden folgenden fast gleichzeitig in der medio-dorsalen und der hinteren ventralen auftreten. Bei einer der Fig. 7 c entsprechenden Orientirung müsste natürlich die Längsachse des Embryo um etwa $30-45^\circ$ geneigt werden.

Die nächste Furchung sehen wir sich in der AB -Familie vollziehen. Es beginnen dabei die Zellen der B -Gruppe mit einer Quertheilung. Wir finden dann die Paare bII $bI2$ am rechten, βII und $\beta I2$ am linken Rande der dorsalen, die Paare $bIII$, $bII2$ und βIII , $\beta II2$ am rechten und linken Rande der ventralen Zellplatte. Die b - und die β -Gruppe ordnen sich zu Rhomben an, deren hinterer spitzer Winkel unten liegt. Die Richtigkeit dieser Auffassung zeigen uns Figg. 12 und 14, wo nach der Spindelrichtung der ersteren eine andere Auffassung der letzteren unmöglich erscheint. Nun theilt sich auch die Zellgruppe A und zwar aII quer, beide Tochterzellen bleiben in der Dorsalplatte liegen, von nun an deren Centrum bildend. aI theilt sich in eine untere Blastomere, die die Stellung der Mutterzelle, sich vorn zwischen mst und $\mu\sigma\tau$ anschließend, beibehält, und eine nach vorn, rechts und oben verschobene, die aber auch noch überwiegend der Ventralseite angehört. Beide a -Gruppen werden bei *Cucullanus elegans* schon jetzt durch die α -Zellen fast völlig getrennt, ein Verhalten, das wir bei *Ascaris* auf diesem Stadium schon vollständig erreicht sehen. Die Nachkommen von aII bleiben dorsal, die von aI ventral liegen, sie bilden zusammen einen an die β -Zellen anschließenden Rhombus, dessen unterer spitzer Winkel demgemäß nach links hinten gerichtet ist, während die Zelle am oberen vorderen, αIII , es ist, welche die a -Gruppe aus einander treibt. Eine andere Auffassung dieser Verhältnisse halte ich nach der Lage der Spindeln in Fig. 13 für nicht wohl möglich. Auffallend deutlich

treten an Embryonen dieses Alters zwei dorsale Querreihen von je drei Zellen, βII , $a III$, $b II$ und $\beta I 2$, $a II 2$, $b I 2$, hervor, die sich bei *Ascaris* nicht finden, weil hier die Zellen $a III$ und $a II 2$ gegen die *B*-Zellen stark zurückgeschoben sind. Dementsprechend finden wir auch die αII -Zellen nicht hinter-, sondern neben einander angeordnet, ebenfalls im Gegensatz zu *Ascaris*. In diesem Verhalten liegt die erste Abweichung in der Zellanordnung zwischen beiden Nematoden.

Die aus der ungleichen Theilung von P_3 hervorgegangene kleine Blastomere P_4 charakterisirt von nun an die Unterseite. Auch ist fernerhin nach der charakteristischen Zellanordnung eine Unterscheidung von dorsal und ventral, vorn und hinten leicht zu machen, da sich dieselbe stets auf einer Seite unverändert wiederfindet. Vom 177zelligen Stadium an etwa bietet die Differenzirung der *E*- und der dorsalen *C*-Zellen noch bequemere Handhaben zur Bestimmung der allgemeinen Lagebeziehungen am Embryo. Wir werden diese daher von jetzt ab nicht mehr zu erörtern haben, und es wird sich im Folgenden nur noch um die Zurückführung der Zellen innerhalb der sich gleichzeitig theilenden Zellgruppen handeln.

Diese stützt sich in Fig. 16 für die *MSt*- und *C*-Zellen nicht auf Spindelbeobachtung, sondern nur darauf, dass eine andere Möglichkeit ausgeschlossen erscheint.

Die nächste Theilung betrifft wieder die *AB*-Familie, sie vollzieht sich zunächst in den Zellen der *B*-, dann auch in denen der *A*-Gruppe. Von ihren Produkten bleiben nach wie vor dorsal die Gruppen $a II$, $a II$, $b I$, βI , ventral $a I$, αI , $b II$ und βII . Die Zellen der *B*-Familie bilden als mehr oder weniger gestreckte Längsreihen von je vier Blastomeren die Seitenränder: $b I$ und βI der dorsalen, $b II$ und βII der ventralen Platte. Zwischen ersteren finden wir die $a II$ -Zellen als Rhombus. Die α -Zellen haben jetzt die Trennung der αI - von der $a II$ -Gruppe vollendet. Die αII -Gruppe bildet auf der Dorsalseite vor den $a II$ -Zellen einen entgegengesetzt gerichteten Rhombus. Die Gruppen $a I$ und αI theilen sich in den vorderen Rest der ventralen Platte, jederseits ein schiefes T bildend, deren Balken in der Medianebene an einander gelegt sind, während die Stämme, von $a' II$ und $a'' II$, $\alpha' I 2$ und $\alpha'' I 2$ gebildet, schräg nach hinten und außen zeigen. Die Zurückführung der Zellen in Fig. 17 beruht erstens auf der leichten Identificirung der ungefurchten *A*-Gruppe und der Zelle $\beta I 2$, wodurch dorsal leicht die Zellen $\beta II'$ und $\beta II''$ als Nachkommen der Zelle βII erwiesen werden. Damit ist aber für die

ganze linke Seite eine andere Auffassung ausgeschlossen. Rechts lässt sich aus der Lage von $b'II$ leicht seine Zusammengehörigkeit mit bII'' und ihre Herkunft von bII folgern. Dasselbe gilt von $bII2''$, $bII2'$ und $bII2$. Dann lässt sich schon aus der Lage von $b'II2$ und $bII2''$ zu cI , aII und bII ihre gemeinsame Abstammung von $bI2$ und aus der Lage von $bIII'$ und $bIII''$ ihre gemeinsame Abstammung von $bIII$ folgern. Diese Auffassung wird ferner unter anderen gestützt durch ein Präparat, bei dem ich nur $\beta I2$, βIII und $bII2$ getheilt fand und die Tochterzellen sich genau eben so gelagert zeigten wie in Fig. 17 die von uns als solche angesprochenen Blastomeren. Vergleichen wir nun Fig. 17 mit 18, so finde ich, nachdem uns das Verhalten der B -Zellen bekannt ist, die Auffassung der A -Gruppe so natürlich, dass ich mich nach keinen anderen Beweisen umgesehen habe. Die in Figg. 15 und 16 bestehende Abweichung von den Verhältnissen bei *Ascaris* sehen wir von den Zellen αIII und $\alpha II2$ auf ihre Nachkommen vererbt, doch ist das Gesamtbild der Gruppe wieder ganz dasselbe wie dort. Ich werde desshalb diese unwesentliche Abweichung späterhin nicht mehr erwähnen.

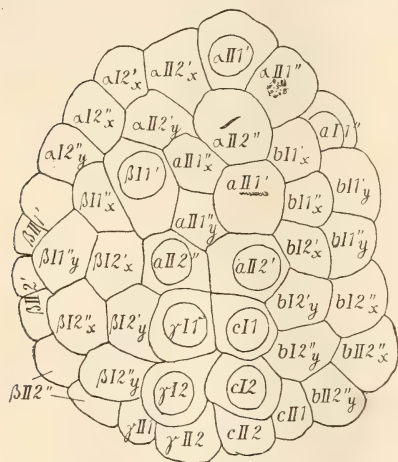
Unsere Auffassung der folgenden Furchungsvorgänge in der P_1 -Klasse ergibt sich ohne Weiteres aus den Figuren.

Bei der nun folgenden Furchung der S_1 -Familie theilen sich alle ventralen B -Zellen quer bis auf die letzte jederseits, die sich längs theilt. Dabei bleibt jederseits die Nachkommenschaft der zweiten Zelle an der P_1 -Gruppe liegen, während die anderen in flachem Bogen von den vorletzten St -Zellen außen nach hinten zur letzten Zelle ziehen. — Ein hier nicht reproducirter Embryo zeigt für die βII -Gruppe dasselbe, was die Textfig. 1 für die bII -Gruppe, und in $b'III$ und $bIII''$ längsgerichtete Spindeln. Hieraus ergibt sich die Bestätigung unserer Auffassung von $\beta III''x$ und y dann aber kann zu $\beta II2'y$ nur $\beta II2'x$ und zu $\beta III'y$ nur $\beta III'x$ gehören, da die dorsalen Zellen in dieser Gegend noch in Textfig. 1 alle ungetheilt sind, also für die Zurückführung dieser Blastomeren nicht in Betracht kommen. Ganz eben so wird unsere Auffassung der bII -Gruppe aus Textfig. 1*b* und 2*b* erwiesen. Wie sich $bII2''$ theilt, geht aus Fig. 20 und Textfig. 2*b* hervor, bei denen alle Zellen in dieser Gegend auf der dorsalen und auf der ventralen Seite übereinstimmen, nur dass sich an Stelle von $\beta II2''$ in 20 die Zellen $\beta II2''x$ und $-y$ finden. Die neuen B -Blastomeren bleiben also derselben Platte zugehörig wie ihre Mutterzellen.

Aus Fig. 20 erhellt ferner im Vergleich mit Textfigg. 3 und 2

trale genau überein, statt der Zelle $bI2''$ finden wir aber in 20 die Zellen $bI2''x$ und y . Dass hier eine Verschiebung zwischen den $bI2''$ - und $bI2'$ -Zellen vorgegangen sei, scheint mir nicht wahrscheinlich. Für die β -Zellen ergibt ein Vergleich von Fig. 3 mit Fig. 2a, dass die Zellen $\beta'I1x$ und y der Zelle $\beta I1'$ entsprechen. Dann spricht Textfig. 2a für die Zusammengehörigkeit von $\beta II''x$ und y , die dann der Lage nach von $\beta II''$ herzuleiten wären. Für die Beurtheilung der übrigen vier Zellen war für mich das Verhalten der zu ihnen symmetrisch gelegenen ausschlaggebend.

Unsere Auffassung der aII -Zellen, die zwei parallele rechts und links von der Medianebene gelegene Viererreihen bilden, wird sofort einleuchten, sie lässt sich außerdem direkt aus Figg. 3 und 1 erweisen.



Textfig. 3.

74zelliger Embryo von der Dorsalseite.

Den Rest der oberen Platte füllt die aII -Gruppe als ziemlich kompakte Masse. In ihr hat sich $aII2''$ in eine linke vordere, die die linke aII -Reihe, und eine rechte hintere, die die rechte aII -Reihe verlängert, getheilt. Sie haben so die aus Quertheilung der Nachbarzelle aII_1'' entstandenen Elemente von der Berührung mit der aII -Gruppe abgeschnitten, besonders ist $aIII''y$ seitlich aus der Reihe geschoben, während $aIII''x$ in deren Richtung liegen blieb. Die

durch Quertheilung der Zelle $aIII'$ entstandenen Blastomeren bilden die Verlängerung der mittleren linken Linie, die aus $aII2'$ entstanden sind wie die Mutterzelle nach links hinausgeschoben und bilden die vordere Fortsetzung der inneren βI -Reihe.

Die aI -Gruppe füllt die rechte vordere Partie der ventralen Platte und greift in deren Mediane über. Wie sich $aI2''$ an stI und σrI vorn anschloss, so finden wir die durch Längstheilung entstandenen Tochterzellen $aI2''y$ vor $stII$, $aI2''x$ vor σrII ; zwischen erstere $stIII$ und $bIII''x$ fügen sich die schräg hinter einander liegenden Abkömmlinge von aII'' . Zwischen $aI2''x$ und y schiebt sich die linke, vor letzterer finden wir die rechte der durch Längstheilung entstandenen Tochterzellen von $aI2'$. So bilden die $aI2$ -Zellen einen Rhombus,

eben so die αII -Zellen, von denen die durch Quertheilung von $\alpha II''$ entstandenen Zellen, rechts von $\alpha II'x$ und y gelegen, mit den Zellen $\alpha I2'x$ und y den rechten vorderen Rand der Ventralplatte bilden. Die linke vordere Ecke der Ventralplatte wird von den αI -Zellen eingenommen. Entsprechend der Lage von $\alpha II''$ vor $\sigma\tau I$ und $\sigma\tau II$ finden wir die Produkte ihrer Theilung schräg hinter einander, die vordere innere vor $\sigma\tau I2$, die hintere vor $\sigma\tau III$. Seitlich daneben treffen wir schräg hinter einander die Tochterzellen von $\alpha I2'$, mit $\alpha II'y$ und x den linken Theil des ventralen Vorderrandes bildend. Von letzteren schließt sich $\alpha II'y$ vorn zwischen $\alpha I2'x$ und $\alpha II''x$ an, während $\alpha II'x$ zwischen der Schwesterzelle und der αI -Gruppe fast völlig auf die dorsale Seite gedrängt ist. Die Nachkommen von $\alpha I2''$ finden sich dorsal, $\alpha I2''x$ über $\alpha I2'x$ und y , $\alpha I2''y$ über letzterer und $\beta' IIIy$. Es bildet also die $\alpha I2$ -Gruppe am Rande einen aufrechten Rhombus, dessen hinterer spitzer Winkel oben in der Dorsalplatte liegt. Die αII -Zellen dagegen bilden eine Viererreihe, die von der vorletzten $\sigma\tau$ -Zelle und der βII -Gruppe hinter und unter den $\alpha I2$ -Rhombus hindurch zur Spitze der dorsalen Platte zieht. Zum Beweise dieser Angaben gehe ich von Textfig. 1 aus. Hier finden wir beim Vergleich mit Fig. 18 die ungetheilten Zellen $\alpha'' II2$, $\alpha III'$, $\alpha I_1'$, $\alpha I2'$ und $\alpha II'$ leicht wieder. Dadurch werden die kleinen neuen Zellen in drei Gruppen zerlegt. Eine rechte von vier Blastomeren wird von diesen Zellen und den bereits bekannten der P_1 und B -Gruppen völlig abgeschlossen und entspricht demgemäß den Zellen $\alpha II''$ und $\alpha III''$. Von diesen vieren müssen der Lage nach $\alpha II''x$ und y und daher auch $\alpha III''x$ und y zusammengehören. Da nun $\alpha'' IIIx$ jedenfalls von $\alpha III''$ und $\alpha II''y$ von $\alpha II''$ der Lage nach stammen muss, so ist hier die Berechtigung unserer Auffassung erwiesen. (Vergl. auch Textfig. 2a, die keine andere Auffassung zulässt.)

Die zweite Gruppe ist die den St -Zellen anliegende Viererreihe, deren Zellen paarweise zusammengehören müssen und für die also unsere Deutung die einzige mögliche ist. Die dritte Gruppe besteht aus sechs Blastomeren, die an Stelle der Zellen $\alpha I2'$, $\alpha I2''$ und $\alpha II2'$ liegen. Schon nach ihrer Lage zu den übrigen αII -, den αII - und β -Zellen wäre ich geneigt, $\alpha' II2y$ und x als Nachkommen von $\alpha II2'$ aufzufassen. Nehmen wir dies nicht an, so müsste $\alpha I2'x$ als Schwester zu $\alpha II2'y$ gehören, und dann würden $\alpha I2''y$ und $\alpha I2'y$ so wie $\alpha' I2x$ und $\alpha' II2x$ Schwesterpaare sein. Dabei könnten der Lage nach nur die beiden letzten $\alpha II2'$ entsprechen, wären aber dann durch die Nachkommen von $\alpha I2'$ von den αII - und β -Zellen abgeschnitten

und von diesen eigentlich ventralen Zellen ventralwärts verdrängt, was sehr unwahrscheinlich ist, besonders da andere Embryonen etwa gleichen Alters noch engeren Anschluss der Zelle $\alpha II 2'$ an $\alpha III'$ und $\beta II'$ zeigen als Figg. 18 oder 19; oder es müsste $\alpha II 2'x$ und $\alpha' I 2x$ $\alpha' I 2$ entsprechen, die sich dann vorn zwischen $\alpha III'$ und die Nachkommen der völlig vor ihr gelegenen Zelle $\alpha II 2'$ gekeilt hätte, was nicht wohl möglich scheint. Es bleibt also nur unsere erste Annahme.

Über die Vertheilung der vier restlichen Blastomeren kann man zweifelhaft sein. Mir schien die gegenseitige Lage für unsere Auffassung günstiger, doch habe ich keine Beweise hierfür aufgesucht, da mir diese Frage nebensächlich zu sein schien. Vergleichen wir nun Textfig. 1 mit Fig. 24, so finden wir leicht die beiden ersten Gruppen wieder und müssen die zwischen ihnen gelegenen Zellen $\alpha II'y$ und x und $\alpha I 2'y$ und x mit $\alpha II'$ und $\alpha I 2'$, wie geschehen, identificiren. Eben so erkennen wir leicht die linke Vierergruppe der $\alpha I 2$ -Zellen und $\alpha II 2'x$ und y wieder. Dass nun die Blastomeren $\alpha II 2'x$ und y der Zelle $\alpha II 2'$ entsprechen, erhellt aus Textfigg. 3 und 2. Von den übrigen vier Zellen können nur $\alpha II'x$ zu $\alpha II'y$ gehören und $\alpha III'x$ zu $\alpha III'y$, und es müssen dann erstere beiden $\alpha II'$, letztere $\alpha III'$ entsprechen.

Endlich finden sich in Fig. 20 auch die *E*- und *St*-Zellen getheilt, und zwar haben sich die *E*-Zellen quergetheilt. Die σx -Gruppe bildet eine Reihe, in der die Ableitung klar ist; im Rhombus rechts müssten vielleicht die Bezeichnungen *stI2* und *stIII* vertauscht werden. Mich hat hier nur die Symmetrie geleitet. Dass hier keine Vermischung zwischen P_1 - und *AB*-Zellen stattgefunden, dafür spricht Fig. 2 b, in der alle Zellen um die *MSt*-Familie bereits getheilt sind außer $\alpha II'$. Ein Vergleich mit Fig. 20 erweist dann klar, dass keine andere Auffassung möglich ist. Würde ich *stIII* zur *AB*- oder $\alpha II'y$ zur *st*-Familie zählen, so würde eine Deutung der Figur nicht wohl möglich sein.

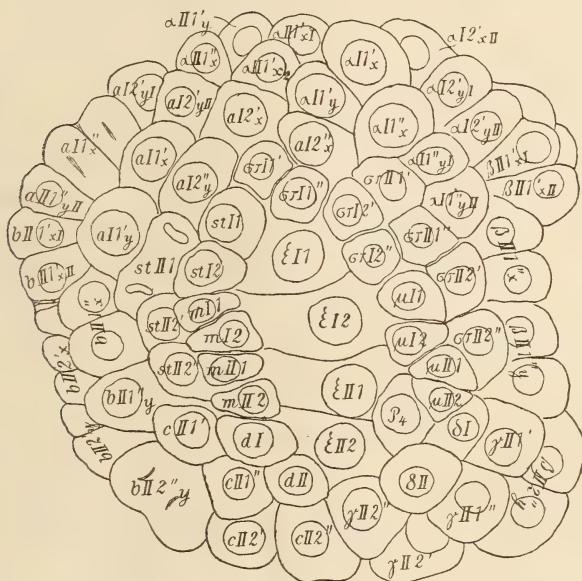
Vergleichen wir nun unsere Fig. 20 mit ZUR STRASSEN's Fig. 31 so finden wir, abgesehen von der Zahl der *E*- und *P*-Zellen, in der Anordnung der P_1 -Klasse die größte Übereinstimmung. Eben so finden wir die αII -, αII - und jederseits die ersten dorsalen vier *B*-Zellen völlig gleich angeordnet. Dies würde auch für die hinteren dorsalen Blastomeren der *B*-Familie gelten, wenn die *by*-Zellen in ZUR STRASSEN's Figur über die αy -Zellen medianwärts weggelitten. Die Anordnung der unteren *B*-Zellen bei *Cucullanus* lässt sich wohl

nicht leicht auf die bei *Ascaris* zurückführen. Dagegen entspricht die der αI -Zellen bei *Cucullanus* der der $r2$ -Zellen bei *Ascaris*, die der $\alpha I2'$ -Zellen der der $l2\beta b$ -Zellen. Die übrigen αI - und $l2$ -Blastomeren weichen etwas in ihrer Lage ab, dadurch dass sie bei *Ascaris* mehr zusammengedrängt sind, wodurch die $l2\beta a$ -Zellen stark vorgeschoben sind, so dass ihre vorderste Berührung mit den vorderen $ll-(\alpha II)$ -Zellen gewinnt, was bei *Cucullanus* nicht der Fall ist. Im Ganzen ist diese Übereinstimmung doch eine recht bedeutende im Vergleich mit der großen Verschiedenheit in der Gesamtform der Embryonen.

Wir kommen zur Beurtheilung der nun folgenden Furchung der C - und D -Zellen. Für die d -Gruppe geht unsere Auffassung unmittelbar aus Figg. 20 und 21 hervor, da in letzterer zu dI eben nur dII gehören kann. Für die δ -Zellen wird sie eben so durch einen Vergleich von Fig. 20 und Fig. 4 erwiesen, in der nach Ausweis der karyokinetischen Figur $\gamma III''$ und $\gamma III'$ zusammengehören. Die Beurtheilung der dorsalen C -Gruppe ergibt sich ohne Weiteres aus den Figg. 20 und 21, eben so die der medioventralen. Zum Beweis für unsere Auffassung der äußeren ventralen C -Zellen diene die obenerwähnte Zusammengehörigkeit der beiden Zellen $\gamma III'$ und $\gamma III''$, die uns nur die Nachkommen von γIII oder $\beta II2''y$ repräsentiren können, wobei wir uns wohl für ersteres entscheiden müssen, besonders im Hinblick auf die rechte Seite, auf der uns gerade Fig. 21 den Vorgang zeigt, wie $cIII$ vor $\beta II2''y$ rückt, während Textfig. 4 uns denselben vollendet zeigt.

Von den nun folgenden Entwicklungsvorgängen betrachten wir zunächst die Furchung der MSt -Gruppe. Für die Anordnung der m -Zellen zeigt Fig. 21 die Richtung, in Textfig. 4 finden wir sie getheilt; sie ordnen sich dann, wie andere Präparate zeigen, neben einander an, um schließlich doch wieder mehr und mehr zusammengedrängt zu werden, besonders durch die Theilungsvorgänge der st -Gruppe. Dabei wird $mIII$ stark aus der Reihe gedrängt. Bei μI zeigt uns auch Fig. 21 alles Nötige, da zu μII nur $\mu I2$ als Schwester gehören kann. Dies wird durch die Theilungsfigur der Fig. 4 bestätigt. Dann kann aber, da die Zellen δI und $\gamma III'$ bereits anders bestimmt wurden, zu $\mu II2$ nur μIII gehören, was ebenfalls ein Vergleich von Textfig. 4 mit Fig. 21 deutlich zeigt. Nun sind die Zellen $\sigma r II2'$ und $\sigma r II2''$ in Fig. 4 und $\sigma r II2$ in Fig. 21 von lauter gleichgeordneten, leicht auf einander zurückführbaren Zellen umgeben, wodurch jene als Tochterzellen dieser erwiesen werden. Die Auffassung der übrigen

Die βII - und $\beta II'$ -Zellen sind symmetrisch auf der ventralen Seite angeordnet. Sie erstrecken sich gleich weit nach vorn und sind beide vorn durch einen Keil von A -Zellen von der MSt -Gruppe abgedrängt. Sie werden jederseits am Rande der dorsalen Platte sichtbar, und nur die $1''x$ -Zellen sind jederseits auf die letztere übergetreten, von den dorsalen B -Zellen sind nur die hinteren, etwa die 2-Zellen, symmetrisch geordnet. Die vordere Gruppe ist rechts langgestreckt und erreicht fast den Vorderrand, die linke ist kürzer und breiter und erreicht fast die Medianebene. Demgemäß lässt sich die



Textfig. 5.
165zelliger Embryo von der Ventralseite.

αII -Gruppe zwar noch als in der Mitte der dorsalen Platte gelegen bezeichnen, doch ist der größere vordere Theil stark nach rechts hinüber gedrängt, nur jederseits die zwei bis drei hintersten Zellen sind symmetrisch zur Medianebene gelegen zu nennen. Die αII -Gruppe trennt mit Hilfe der vorderen βI -Zellen nach wie vor die beiden großen Gruppen der α -Zellen. Sie füllt den vorderen Theil der dorsalen Platte, auch die drei vordersten ventralen Randzellen bildend, während von links die αI -Gruppe mit sechs Zellen auf die dorsale Platte übergreift. Dafür hat die αI -Gruppe ventral das größere Gebiet. Keine von ihren Zellen kann man als ganz der

Dorsalplatte angehörig bezeichnen; dafür aber greift sie ventral, besonders am Rande der *MSt*-Familie vor dieser weit nach rechts über.

Die sich jetzt vollziehende Theilung ist verhältnismäßig leicht zu verfolgen, da sie nur wenig Zellen, die *C*- und die *D*-Familie, betrifft, die diesen anliegenden Zellen aber völlig unverändert bleiben. So sind in Fig. 23 *a* die dorsalen zwölf neuen *C*-Zellen nur von bekannten Blastomeren umgeben. Wir haben hier diejenigen als Tochterzellen einer Furchungskugel des vorigen Stadiums aufgefasst, die an deren Stellen liegen. Dafür, dass auf der ventralen Seite die *D*-, *cIII*- und γ *III*-Zellen jederseits zu zwei parallelen Reihen angeordnet sind, spricht ein hier nicht abgebildetes Präparat, indem die Zellen *cII2'*, *cII2''*, γ *II2'*, γ *II2''*, *cIII'* und *cIII''* ungetheilt sind, an Stelle der *2d*-Zellen der Fig. 22 aber eine Reihe von vier Blastomeren liegt, was für die Zellen der *d*- und der *cIII*-Gruppe unsere Auffassung beweist. Die δ und γ *III* Zellen sind in dieser Figur zu zwei Vierer-Reihen angeordnet, was im Vergleich mit Fig. 23 auch unsere Auffassung dieser Zellgruppen höchst wahrscheinlich macht, eine Wahrscheinlichkeit, die durch einen Vergleich mit Fig. 24 zur Gewissheit erhoben wird. Die einzig mögliche Auffassung der *cII2*- und γ *II2*-Zellen ergibt sich dann von selbst.

Unsere Auffassung der folgenden Fig. 24, an und für sich wohl schon plausibel, wird gestützt durch andere Präparate, von denen eines, welches uns μ *II2* fast getheilt, μ *III* getheilt zeigte, und in den übrigen ungetheilten *MSt*-Zellen nur in *mI2* durch eine Spindel eine unserer Fig. 24 völlig entsprechende Theilungsrichtung verrieth, für die Beurtheilung der linken Seite wichtig ist. Denn nachdem uns dadurch die sichere Bestimmung der Zellen μ *II2'* und μ *II2''*, μ *III'* und μ *III''* ermöglicht ist, erkennen wir leicht, dass zu μ *I2''* nur μ *I2'* in Fig. 24 gehören kann und dies Schwesternpaar uns die Nachkommen der Zelle μ *I2* repräsentiren muss. Die Auffassung der Zellen μ *II'* und μ *II''* als zusammengehörig und als Tochterzellen von μ *II* stützt sich nur auf die Verhältnisse der ihnen symmetrisch rechts gelegenen Zellen *mI'* und *mI''*. Für die *m*-Zellen ist ein anderes hier ebenfalls nicht wiedergegebenes Präparat zur Bestimmung wichtig, welches rechts dieselben Verhältnisse wie Fig. 24 zeigt, nur dass die Zelle *mI2* noch ungetheilt ist. Aus diesem Präparat ist sofort die paarweise Zusammengehörigkeit der *m*-Zellen in der Weise, wie sie unsere Fig. 24 ausspricht, zu erkennen, und eine andere Zurückführung der Schwesternpaare auf die in Fig. 23 gegebenen Verhältnisse ist dann undenkbar.

nur dass sich die Blastomeren $stI2''$, $stI2'$ und $\sigma\tau I2''$ ebenfalls getheilt haben, die zu bestimmen aber keinerlei Schwierigkeiten macht. Für die Theilungsrichtung von $\sigma\tau II2''$ fand ich in einem Präparate eine Kerntheilungsfigur als Beleg. Für $stII2'$, $stII2''$ und $\sigma\tau II2'$ konnte ich meine Auffassung durch den Vergleich von Präparaten stützen, die alle umliegenden Zellen getheilt oder fast getheilt zeigten, darin sich aber unterschieden, dass sich in dem einen eine oder zwei der in Frage kommenden Zellen noch ungetheilt erhalten hatten, während sich in dem anderen an ihrer Stelle zwei hinter einander liegende kleine Blastomeren fanden.

Eine nähere Begründung für meine Bezeichnung der vor der *MSt*-Gruppe gelegenen Zellen der *AB*-Familie hier auszuführen, muss ich für völlig zwecklos halten.

Mit diesem Stadium haben wir bei unserer näheren Begründung das letzte im vorigen Theile der Arbeit Besprochene erreicht. Ich schließe daher diesen Theil ab, indem ich noch einen Rückblick auf den Theilungsrhythmus werfe, um dann noch Einiges über die nächsten Furchungen bis zur Gastrulation anzufügen.

Die Betrachtung des Theilungsrhythmus wollen wir an der Hand des im Eingange gegebenen schematischen Stammbaumes der Zellen ausführen. Derselbe ist so angelegt, dass die gleichzeitig sich vollziehenden Theilungsvorgänge auf die nämliche Horizontallinie eingetragen sind, die ungleichzeitigen in verschiedener Höhe stehen und zwar so, dass die vertikalen Abstände den zeitlichen Unterschieden entsprechen. Der Augenblick der einzelnen Furchungen, resp. der zeitliche Mittelpunkt bei den Furchungen ganzer Gruppen, ist mit den Buchstaben der dabei entstehenden Blastomeren bezeichnet, und, damit der oben angegebene Grundplan des Stammbaumes erreicht würde, bezogen auf die zeitlich nächste Furchung der *AB*-Familie, in eine Tabelle eingetragen, welche dadurch gewonnen ist, dass die Klüftungen letzterer Familie, die ich, einschließlich der ersten Theilung des befruchteten Eies, als Hauptfurchungen bezeichnen will, der Reihe nach von oben nach unten in gleichen Vertikalabständen eingetragen und durch römische Ziffern ausgezeichnet sind.

Aus dieser Tafel ersehen wir, dass wie bei anderen Nematoden schon bei der zweiten Theilung beide Blastomeren sich nicht gleichzeitig furchen, sondern die größere Schwester S_1 der kleineren voran-eilt. Doch ist der Zeitunterschied nicht immer genau der gleiche, sondern ich konnte an den Kernverhältnissen konstatiren, dass die

dritte Theilung, die der Zelle P_1 , schon während der zweiten ziemlich weit vorgeschritten sein oder auch erst nach deren Vollendung beginnen kann. Zeigen auch die nächsten Theilungen keine so großen Unregelmäßigkeiten, sondern fast stets ruhende Kerne in den übrigen Zellen, so muss doch bedacht werden, dass ein Embryo mit zwei oder vier ruhenden Kernen in den Nachkommen von P_1 kein Anzeichen dafür mitbringt, wie lange dieselben sich in diesem Zustande befinden. Schon desswegen ist an konservirtem Material eine genaue Beurtheilung der zeitlichen Verhältnisse ausgeschlossen. Gleiche Unregelmäßigkeiten sind an *Ascaris megalcephala* beobachtet (ZUR STRASSEN 1896).

Ziemlich gleichzeitig in allen Gliedern der S_1 -Familie vollziehen sich die Furchungen von vier zu sechs und acht zu zwölf Zellen. (Es ist immer die Gesamtzellenzahl des Embryo gemeint.) In den beiden folgenden Furchungen, von 15 zu 23 resp. 24 und von 28 zu 44 Zellen ist ein entschiedenes Vorseilen der hinteren Gruppe in dieser Familie bemerkbar, das aber weiterhin an Deutlichkeit mehr und mehr verliert. Im Ganzen sehen wir hier also nach der ersten Theilung der S_1 -Familie keine neuen Differenzirungen eintreten, wesswegen denn auch gerade diese Zellgruppe vorzüglich zum Maßstab geeignet schien. Erst in der vorletzten (IX.) Hauptfurchung zeigt sich eine neue Unregelmäßigkeit in dem konstanten Zurückbleiben einer Gruppe von hinteren Zellen.

Ganz anders liegen die Verhältnisse in der zweiten Hauptgruppe. War die erste Verschiebung gegen die bei vielen anderen Thieren übliche normale Theilungsfolge, welche die Reihe 1, 2, 4, 8 etc. für die Zahl der Blastomeren ergibt, gleich bei der zweiten Theilung zu Stande gekommen, so lässt schon die zweitnächste Furchung (von sechs zu acht Zellen) eine neue Differenzirung entstehen, indem wieder die somatische Zelle ($S_2 = EMSt$) der Propagationszelle ein wenig vorseilt. Dieser Unterschied in der Furchungszeit zwischen den S_2 - und P_2 -Zellen ist bei ihrer nächsten Klüftung (von 12 zu 16 Zellen) noch erheblicher, doch wird er dadurch verborgen, dass wieder innerhalb eines jeden der beiden Schwesternpaare eine so erhebliche neue Rhythmusverschiebung eingetreten ist, dass die Theilung der zweiten S_2 -Zelle E mit der der ersten P_2 -Zelle S_3 oder C zeitlich zusammenfällt. Die Klüftung von P_3 geschieht erst viel später. Denn während bisher alle Verschiebungen des Theilungsmomentes sich auf den Zeitraum zwischen je zwei Hauptfurchungen beschränkten, dürfte die Theilung der dritten Propagationszelle meist erst nach der

nun folgenden Furchung der *AB*-Familie stattfinden, obwohl sie genealogisch mit den Zellen auf einer Stufe stehen, die sich in der dieser vorangehenden Hauptfurchung getheilt haben. Dass sie sich auch gerade während der fünften Hauptfurchung theilen kann, sahen wir aus Fig. 14.

Die eben besprochene Theilung ist für unsere Betrachtung besonders wichtig. Wir wollen daher mit ihr zusammen gleich die weiteren Schicksale der einzelnen Familien besprechen. Die erste Theilung der *C*-Zelle und auch alle folgenden Furchungen dieser Gruppe fallen genau wie ihre Entstehung selbst mitten zwischen zwei Hauptfurchungen. Dieselbe hat also gleich lange Ruhezeiten, wie die Nachkommen der ersten Ursomazelle und ist die einzige in der das durch die Theilungen von zwei zu vier Zellen entstandene Verhältnis zwischen beiden Hauptgruppen gewahrt bleibt, sowohl in Bezug auf die Zeit als auch, was die Zahl der Blastomeren betrifft. Denn vor jeder Hauptfurchung umfasst die *C*-Familie ein viertel so viel Blastomeren als die *AB*-Familie. Es würden also, wenn alle vier genealogisch gleichwerthigen Gruppen sich eben so theilten, kurz vor jeder Haupttheilung in beiden Hauptgruppen gleich viele Blastomeren vorhanden sein.

Ich will hier gleich die *S*₄- oder *D*-Familie anschließen, deren Stammutter erst bei dieser Theilung aus der Propagationszelle *P*₃ hervorgeht. Während einer Ruhezeit der *AB*-Familie, wenigstens in den meisten Fällen entstanden, theilt sie sich regelmäßig das erste Mal auch während einer solchen zugleich mit der *C*-Familie, mit der sie nun völlig Schritt hält. Dabei ist aber zu bemerken, dass sie hinter jener ihrem genealogischen Werthe nach um eine Theilung zurück ist. Denn genealogisch steht sie mit den Zellen *c* und *γ* auf einer Stufe, und eben so die aus ihnen hervorgehenden Gruppen, thatsächlich enthält aber die *D*-Familie immer nur halb so viele Blastomeren wie die *c*- oder die *γ*-Gruppe.

Die Schwesterzelle von *D*, *P*₄, geht ihren eigenen langsamen Schritt und theilt sich nur noch einmal während der uns beschäftigenden Entwicklungsperiode.

Ebenfalls langsam, wenn auch nicht so wie die Geschlechtsanlage, furcht sich die Entodermanlage. Fiel die eben beschriebene Klüftung derselben hinter die vierte Hauptfurchung, so trifft die folgende mit der siebenten zusammen. Die nächste vollzieht sich nach der achten Haupttheilung zugleich mit der entsprechenden Klüftung der *C*-Familie und die letzte ebenfalls zugleich mit einer solchen nach der neunten

Hauptfurchung. Dabei zeigen die einzelnen Zellen der Entodermanlage unter sich eine merkwürdige Unregelmäßigkeit im Zeitpunkt der Theilung.

Gegenüber dieser Langsamkeit und Gleichförmigkeit bieten die *MSt*-Zellen ein völlig anderes Bild. Bei ihnen bildet sich bei der nächsten Theilung eine neue Differenzirung aus. Wir sahen bei der Furchung, von welcher wir hier ausgehen, aus der Zelle *MSt* zwei zur Medianebene symmetrisch gelegene Blastomeren, eine rechte und eine linke, entstehen. Beide theilen sich nun wieder zugleich mit den *C*-Zellen je in eine vordere und eine hintere Blastomere. Von diesen gewinnen nun schon bei ihrer nächsten Furchung die vorderen einen Vorsprung vor den hinteren. Diese Theilung der *st*- und σr -Zellen fällt noch zwischen zwei Hauptfurchungen, die sechste und die siebente, die nächste aber schon dicht hinter die letztere, die darauf folgende Theilung fällt bereits vollkommen mit der achten Haupttheilung zusammen und mit der neunten die letzte von uns bisher erwähnte, ja diese scheint im Ganzen sogar noch etwas früher sich zu vollziehen.

Eben so viel langsamer, wie jene schneller sich furchen, theilen sich die *m*- und μ -Zellen. Ihre erste Theilung fällt etwas nach der ersten Theilung jener zwischen die sechste und siebente Hauptfurchung, ihre zweite Klüftung weit hinter die zweite der *st*- und σr -Zellen, fast mit deren dritter und der achten Hauptfurchung zusammen, die folgende endlich ebenfalls fast mit der vierten Theilung jener Zellen und der neunten Hauptfurchung zusammen.

Zum Schlusse sei noch das Folgende bemerkt: Die hier überall als gleich angenommenen Ruhepausen der ersten Hauptgruppe scheinen mir nicht gleich lang zu sein, sondern ich möchte glauben, dass die Zeiten zwischen dem Ende einer Hauptfurchung und dem der nächsten langsam wachsen. Ich schließe dies aus dem häufigeren Vorkommen der älteren Stadien, eine Beobachtung, die ich erst an dem völlig konservirten und gefärbten Material gemacht habe, die also durchaus nicht über allen Zweifel erhaben ist. Es würden dann die Ruhepausen der übrigen Familien als in dem gleichen Maße wachsend sich ergeben. Zweitens reißt mit der großen Zellenzahl auch eine große Unordnung ein, ein Umstand, der ganz dem Satze entspricht, dass »die zeitliche Konkordanz zweier Furchungszellen abhängig ist von dem Grade ihrer Verwandtschaft« (ZUR STRASSEN 1896) (zeitliche Konkordanz nennt dieser Autor »die festere oder losere Beziehung zwischen den Theilungsterminen zweier beliebiger Blasto-

meren«). Es dauert verhältnismäßig lange, bis alle Elemente einer Familie gefurcht sind, dabei halten sie unter einander keine bestimmte Reihenfolge inne und von nahen Verwandten theilt sich oft die eine lange vor der anderen. Dies finden wir besonders bei den Hauptfurchungen ausgeprägt, bei deren letzten es oft so stark ist, dass sie noch nicht beendet sind, wenn sich in den *C*- und *D*-Zellen schon wieder karyokinetische Figuren zeigen. In alledem ist ganz wie bei *Ascaris* bei verschiedenen Objekten nicht die mindeste Übereinstimmung zu finden, bis auf jene oben erwähnte noch näher zu besprechende Verzögerung der Zelltheilung am dorsalen Hinterende. Immerhin sind diese individuellen Verschiedenheiten nicht so groß wie bei *Ascaris*.

Z. B. theilt sich die P_4 -Zelle bei *Cucullanus* fast stets genau gleichzeitig mit der Entodermanlage zwischen der achten und neunten Hauptfurchung. Wenigstens fand ich nie Embryonen mit acht *E*-Zellen, die nicht zwei Propagationszellen zeigten und nie solche mit zwei Propagationszellen, die nicht wenigstens in einer *E*-Zelle bereits Theilungsvorgänge erkennen ließen.

Zweierlei fällt bei den eben reichlich ausführlich besprochenen Verhältnissen auf. Das Erste ist ein rein chronologisches Moment. ZUR STRASSEN fand bei *Ascaris*, dass die Furchungsenergie der einzelnen Zellgruppen zumeist von der der übrigen verschieden ist, innerhalb derselben Zellgruppe aber für alle auf einander folgenden Furchungen dieselbe bleibt. Letzteres führt er auf die Vererbung der Theilungsenergie von der Mutterzelle auf die Tochterblastomeren zurück. Wenn nun diese Angaben im Allgemeinen auch bei *Cucullanus elegans* zutreffen mögen, abgesehen natürlich davon, dass man an konservirtem Material überhaupt nur ein konstantes Verhältnis der Zeitdauer zwischen den gleichzeitigen Ruhepausen der verschiedenen Zellfamilien nachweisen kann, nicht aber die gleiche Zeitdauer für auf einander folgende Ruhepausen, so finden wir bei diesem Nematoden doch auch einige Abweichungen von obiger Regel, eine kleinere bei den *m*-, den μ -, den *st*- und den $\sigma\tau$ -Zellen, eine bedeutendere in der *E*-Gruppe. Daher konnte ich mich von der Erbllichkeit der Theilungsenergie im Sinne ZUR STRASSEN's nicht überzeugen, besonders da jene frühe Abweichung der *E*-Blastomeren von ihrem späteren Theilungsrhythmus, welche sich bei *Ascaris* nicht findet, in einer Zeit auftritt, in der sich bei *Cucullanus* die Plattenform ausbildet. Diese Abweichung scheint mir daher dem eigenartigen gesetzmäßigen Theilungsrhythmus eher eine Bedeutung für

die Ökonomie der embryonalen Entwicklung zuzusprechen, als dass er der Ausdruck eines so einfachen Gesetzes wäre, wie zur STRASSEN annimmt.

Vielleicht lässt sich diesem Grunde noch ein zweiter Umstand hinzufügen. Wenn wir nämlich die typische Theilungsgeschwindigkeit einer jener Zellen betrachten, aus denen erst durch Theilung die Anlagen zweier Familien mit verschiedener Theilungsenergie hervorgehen sollen, z. B. P_3 oder *mst*, so finden wir, dass diese verschiedenen Theilungsenergien der neu entstandenen Familien als Mittelwerth doch wieder eine Furchungsgeschwindigkeit ergeben, die ungefähr der der gemeinsamen Mutterzelle gleich ist. Zwei solche Mutterzellen, oder noch mehr als zwei Familien, die von derselben Zelle abstammen, ergeben wieder als Mittel ihrer specifischen Theilungsgeschwindigkeiten ungefähr die jener gemeinsamen Großmutterzelle und so fort. Bei der Bestimmung dieses Durchschnittes müssen natürlich die einzelnen Zellfamilien verschieden gewerthet werden, entsprechend ihrer Stellung im Stammbaum, z. B. ist die *C*-Familie der *D*- plus der *P*-Gruppe gleichwerthig.

Für diese Regel, die mir bei *Cucullianus* im Allgemeinen eben so gültig zu sein scheint, wie jene von der Gleichheit der Theilungsgeschwindigkeit bei auf einander folgenden Furchungen derselben Gruppe, geben uns die *m*- und *st*-Zellen ein einfaches Beispiel. Von diesen eilen nämlich die *st*-Zellen alsbald nach der Theilung von *mst* gegenüber dem früheren Furchungsrhythmus etwa eben so viel voran, als die *m*-Zellen zurückbleiben. Anders könnte man dies Verhalten noch so ausdrücken: Eine Mutterzelle mehrerer Zellfamilien hält mit ihrer Theilungsgeschwindigkeit ungefähr die Mitte zwischen den Theilungsenergien der Zellfamilien, die aus ihr hervorgehen sollen. Dass dies sehr zweckmäßig ist, versteht sich. Neben einer solchen teleologischen oder phylogenetischen Erklärung ist aber eine causale oder in diesem Falle entwicklungsmechanische für diese Thatsache, wenn nicht erforderlich, so doch an sich nicht ausgeschlossen. Sie hier zu geben ist mir natürlich auf diese wenigen Thatsachen hin nicht möglich.

Aus diesem Verhalten würde nun auch das gewöhnliche Verhalten von Mutter- und Tochterzellen, wenn alle derselben Familie angehören, als specieller Fall hervorgehen, dass nämlich in auf einander folgenden Furchungen die Theilungsgeschwindigkeiten innerhalb derselben Familie ungefähr konstant bleiben. Wenn zwischen zwei Tochterzellen einer und derselben Zelle kein Unterschied in der

typischen Theilungsgeschwindigkeit besteht, was ja bei Zellen derselben Gruppe der Fall ist, so muss auch die specifische Geschwindigkeit der Mutterzelle als Mittel zwischen gleichen Größen die gleiche sein. Letzteres erklärt ZUR STRASSEN, wie wir sahen, aus der Vererbung von Zelle zu Zelle. Das Verhalten aber, von dem wir hier ausgingen, auf diese Grundlage zurückzuführen, dürfte äußerst schwierig sein. Übrigens erscheint diese Mittelgeschwindigkeit der Mutterzellen zweier Familien noch bedeutsamer, wenn wir bedenken, dass ihr zu Liebe die im zwölfzelligen Stadium gewonnene geometrische Symmetrie sofort wieder verlassen wird.

Der zweite auffallende Punkt ist folgender. Bei fast allen Thieren, bei welchen wir inäquale Furchung finden, theilen sich die kleinen Blastomeren zuerst. Das umgekehrte Verhalten treffen wir bei *Ascaris* (BOVERI 1899, ZUR STRASSEN 1896) und *Rhabditis* (ZIEGLER 1895). Ähnlich ist es bei *Strongylus paradoxus*, bei welchem wir zwar die kleinen Zellen sich wie gewöhnlich zuerst theilen sehen, die größere aber nur durch den Dotterreichthum so angeschwollen ist, so dass sie an Menge des Plasma selbst, absolut genommen, hinter der kleineren zurücksteht (SPEMANN 1895). Auf alle drei Fälle passt die gewöhnliche Erklärung, dass es die Dottermengen seien, die, als todte Masse mitgeschleppt, eine Last für die Zelle seien, welche sie an rascher Theilung hindere. Bei *Cucullanus elegans* finden wir nun dasselbe Verhalten, wie in den beiden ersten Fällen, bei *Ascaris* und bei *Rhabditis*, doch sind hier die Verhältnisse besonders auffallend, denn die Zelle, die sich zuerst theilt, übertrifft die zweite oft bis um das Vierfache an Größe. Hier aber lässt sich die Schuld nicht auf den Nahrungsdotter wälzen, denn von dem finden wir bei *Cucullanus* jedenfalls äußerst wenig. Was nun? Über den Causalzusammenhang stehen wir auch hier vor einem Räthsel. Wir könnten die Beschaffenheit des in der zweiten Zelle enthaltenen Keimplasma als verzögerndes Moment ansehen, aber leider findet auch das ein Hindernis. Wir treffen nämlich während der Furchung des *Cucullanus* mehrfach auf inäquale Theilungen, und jedesmal ist es die größere Zelle, die mit der Theilung voraneilt. Dies trifft nicht nur die Theilungen an der Keimbahn, durch die die Ursomazellen entstehen, sondern auch die Theilung der *EMSt*-Zelle, wo, wie gesagt, der Dotterreichthum nicht als Grund angeführt werden kann. Andererseits ist der Unterschied in der Furchungsgeschwindigkeit nach der Abtheilung von der Keimreihe am geringsten zwischen der zweiten Ursomazelle und ihrer Schwester, der zweiten Propagationszelle, ganz

entsprechend den mittleren Theilungsgeschwindigkeiten der aus ihnen hervorgehenden Gruppen, und hier finden wir denn auch einen verhältnismäßig sehr geringen Größenunterschied. Es besteht also zwischen Furchungsgeschwindigkeit und Zellgröße bei *Cucullanus* eine enge Beziehung, ob auch ein innerer Zusammenhang, muss unentschieden bleiben. Immerhin ließe sich ein solcher nach den Anschauungen ZUR STRASSEN's über die Ursachen der verschiedenen Theilungsgeschwindigkeit sehr wohl denken. Dieser Autor nimmt an, dass »für jede besondere Kategorie von Kernen ein Endzustand hinsichtlich der Größe und Chromatinbeschaffenheit« bestehe. »Sobald der Kern diesen Zustand erreicht hat, ist für ihn der Moment einer neuen Theilung gekommen.« Wachstum und Ernährung sei aber dasselbe, und daher der Augenblick der Kerntheilung auch (wenn auch nur zum Theil) von den Ernährungsbedingungen abhängig. Da nun der Kern die zu seiner Ernährung nöthigen Stoffe nur aus dem Plasma erhalten kann, dürfte der Kern, der in einem größeren Plasmahaufen liegt, auch die günstigeren Ernährungsbedingungen haben. Auf eine nähere Erörterung der ZUR STRASSEN'schen Vermuthungen, die eben so schwer zu widerlegen, wie zu beweisen sein dürften, kann ich hier nicht eingehen, da ich einschlägige genaue Untersuchungen zu machen nicht Gelegenheit fand.

Kehren wir nun zu unserer Tabelle zurück! Wir sahen neben der in Fig. 25 dargestellten Theilung der *MSt*-Familie die neunte Hauptfurchung sich vollziehen. Bei derselben bleibt eine hintere dorsale Gruppe, die Zellen $\alpha II2'yII$, $\beta I2'yI$, $\beta I2'yII$ und $\beta I2'xII$ rechts und $\alpha II2'yII$, $\beta I2'yI$, $\beta I2'yII$ und $\beta I2'xII$ links nebst den sich ihnen nach vorn besonders am Rande anschließenden Zellen recht lange unverändert zurück, so dass sie sich zum Theil noch während der nächsten Furchung ungetheilt zeigen. Diese wäre wieder nach dem bisherigen Rhythmus zunächst für die *C*-, *D*- und *E*-Zellen zu erwarten. Letztere theilen sich in der That alle, eben so auch wohl die *D*-Zellen, wie ich nach Theilungsfiguren und dem späteren Aussehen dieser Gegend annehmen muss. Auch in den angrenzenden $cIII$ -, γIII -Zellen traf ich Kerne mit karyokinetischen Figuren, eben so in den $cII2$ - und $\gamma II2$ -Zellen der anderen Hälfte der ventralen *C*-Gruppe. Fig. 26 z. B. scheint mir eine andere Deutung nicht zuzulassen. Dagegen muss ich behaupten, dass die dorsale *C*-Gruppe zunächst ungefurcht bleibt, da ich deren Zellen ihr Verhalten zu einander und zu den umliegenden *AB*-Zellen keineswegs ändern sah.

Nun wäre wieder eine Furchung der *AB*- und *MSt*-Familie zu erwarten. In der That fand ich gleich nach diesen Vorgängen zuerst in der *m*- und *μ*-Region, dann in dem ganzen Gebiet der oben genannten Familien karyokinetische Figuren, nur nicht in denselben dorsalen Zellen am Hinterende, deren vorige Furchung sich schon so sehr verzögert hatte. Hieraus und aus der Anordnung derselben während und nach den vorliegenden Klüftungsvorgängen möchte ich schließen, dass sie ungetheilt bleiben. Es folgt nun im Entoderm keine Theilung mehr, eben so wenig eine Theilung der dorsalen *C*-Zellen. Ob sich die *CII*- und *D*-Zellen noch einmal furchen, konnte ich nicht entscheiden. Eine fernere Klüftung der *AB*- und *MSt*-Zellen hingegen scheint mir unwahrscheinlich, da die vorher besprochene derselben Familien dann völlig in sie übergehen müsste, in welchem Falle ich natürlich ohne genaue Verfolgung der einzelnen Zellen die beiden Furchungen nicht zu trennen vermöchte, was ich aber in dem ganzen bisherigen Entwicklungsgang nicht getroffen habe. Auch scheint mir die schließliche Zellenzahl, die ich natürlich, wenn auch an der Hand einer Zeichnung, nur schätzen konnte, nicht dafür zu sprechen. Die zehnte schon unvollständige Hauptfurchung sehe ich mithin als die letzte Furchung des Embryo an. Während und gleich nach derselben beginnt und vollendet sich die Gastrulation.

Gastrulation und Keimblätterbildung.

I. Beobachtungen.

Wenige Worte werden genügen, das Darzustellende vorzubereiten. Ich erinnere zunächst an das bei Besprechung von Fig. 16 über die Gestalt des Embryo Gesagte. Die Zellen sind nach jenem Stadium viel zahlreicher und viel kleiner geworden. Dadurch hat sich die absolute Höhe des Embryo, seine dorsoventrale Achse, immer verringert, die absolute Länge und Breite stets vergrößert, die Form der zweischichtigen Platte immer deutlicher ausgebildet. Selbst in Embryonen, wie Fig. 25 einen darstellt, konnte ich bei verschieden hoher Einstellung des Mikroskopes nirgends mehr als zwei Zellen über einander finden. Nur die Ränder machen davon natürlich eine Ausnahme. Dabei bleibt die Gestalt der Embryonen lange Zeit völlig flach und ein optischer Durchschnitt zeigt ganz das Bild von BÜTSCHLI's Fig. 2. Doch schon auf dem in Fig. 23 dargestellten Stadium zeigt sich oft eine Krümmung von vorn nach hinten, die während der Gastrulation zunimmt (vgl. Fig. 27 u. 34).

Unterdessen haben sich bereits vor dem Stadium der Fig. 23 Erscheinungen am Embryo bemerklich gemacht, die nicht einfache Zelltheilungen, sondern Differenzirungsvorgänge an einzelnen Zellgruppen sind und die Gastrulation vorzubereiten scheinen. Schon auf dem Stadium Fig. 22 zeigt uns die Entodermanlage besonders große, und, wie ich hinzufügen muss, wenig färbbare Zellen. Es ist, als wenn das dunkle Innenplasma immer mehr an Umfang abgenommen habe und nun nur auf einen kleinen unregelmäßigen Bezirk um den Kern beschränkt sei. Letzterer ist besonders groß, zeigt einen deutlichen Nucleolus und überwiegend randständiges Chromatin. Zwar erscheinen die *E*-Zellen nach der nächsten Theilung kleiner und weniger von der Umgebung verschieden (Fig. 23), aber alsbald gewinnen sie an Größe, Aussehen und Kernbeschaffenheit das alte Verhältniss zu den seitlich und vorn anliegenden Gruppen wieder (Fig. 24), und büßen es auch bei der nächsten Theilung nicht mehr ein, ihrer letzten vor Beginn der Gastrulation, während welcher sie sich mehr und mehr in der angegebenen Richtung differenziren.

Ähnliche Veränderungen greifen auf der dorsalen Seite des Embryo Platz. Hier betreffen sie die *C*-Gruppe und die angrenzenden Zellen der *AB*-Familie. Diese sehen wir schon auf und gleich nach dem Stadium der Fig. 22 in ähnlicher Weise umgebildet wie die Entodermanlage, dadurch, dass die äußere helle Plasmaschicht gegen die innere sehr an Volum zunimmt und die ganze Zelle wächst. Die erstere Differenzirung geht selbst nach der nächsten Theilung der *C*-Zellen nicht wieder verloren, sondern nimmt rasch zu, letztere wird nach derselben bald wieder erreicht. Beide Erscheinungen sind in den Nachbarzellen unterdessen so stark ausgebildet, dass sie durch die nun folgende Theilung derselben nur etwas herabgemindert werden, um bald wieder den alten Umfang anzunehmen. Während dieser Vorgänge sind die Kerne der betreffenden Zellen ebenfalls stark gewachsen und zeigen große deutliche Nucleoli, die in den kleinen Kernen der umgebenden Zellen nur schwer wahrzunehmen sind. Nun unterbricht in dieser Region des Embryo, wie ich wahrscheinlich zu machen versucht habe, keine Zelltheilung mehr den Fortgang der besprochenen Differenzirung. Wir sehen die Zellen auf dem hinteren Rücken immer größer und heller werden und sich in bestimmter Weise gruppiren. Ihre Schicksale nach dem in Fig. 27 gegebenen Stadium zeigt uns die Geschichte der Gastrulation, die wir jetzt an der Hand einiger Schnitte verfolgen wollen. Angaben über dieselbe finden sich nur bei BÜTSCHLI und CONTE.

Bei dieser Besprechung gehen wir von dem verhältnismäßig jungen Stadium Fig. 28 aus, das sich etwa an Fig. 25 anschließt. Gegen letztere zeigt es wie Fig. 26 darin Fortschritte, dass es nicht mehr so typisch zweischichtig ist, wie der dort dargestellte Embryo und bereits alle 16 Entodermzellen hat. Schon hier finden wir die beiden Zellplatten nicht mehr eben auf einander liegend, sondern gekrümmt, und zwar so, dass der Rücken an der konvexen, die Ventralplatte auf der konkaven Seite liegt. Dabei ist zu bemerken, dass sich diese Krümmung im hinteren Körpertheil, welcher die Entodermanlage enthält, mehr als eine Einschlagung der Ränder (Fig. 28 *b* und *c*), im vorderen mehr als eine Einknickung in der Medianebene darstellt (Fig. 28 *a*).

Diese Erscheinungen werden immer stärker ausgebildet, wie die folgenden Figuren zeigen, von denen die mit gleichen Buchstaben bezeichneten Schnitte etwa die gleiche Körpergegend getroffen haben. Im hinteren Körpertheil falten sich die Ränder der Platte mehr und mehr ein (Figg. 29 *b* und *c*, 30 *b* und *c*) und legen sich schließlich seitlich den stark angeschwollenen Zellen der Entodermanlage an (Fig. 31 *b* und *c*). Vorn geht wohl durch eine Einwucherung beiderseits von der Medianebene die Zweischichtigkeit verloren, was auch in der hinteren Region in der Umgebung der Entodermanlage der Fall war. Hierdurch entsteht im Vorderende beiderseits von der Medianebene eine Anschwellung, und die Form der oberflächlichen ventralen Zellschicht auf dem Durchschnitt entfernt sich immer mehr von der Gestalt eines Bogens und geht durch die eines ausgesprochenen Winkels (Figg. 29 *a* und 30 *a*) in die Form über, wie wir sie bei zwei sich berührenden Kreisen finden (Fig. 31 *a*). Die Rinne, deren Ausdruck dies im Schnitte ist, läuft nicht auf der vorderen Spitze des Embryo aus, sondern flacht sich nach vorn zu ab, um schon etwas vor dem Vorderende mit ihrem Boden die Oberfläche zu erreichen. Ein Gesamtbild dieses oder eines wenig älteren Stadiums zeigt uns Fig. 27, einen Medianschnitt Fig. 34.

Diesen Vorgängen scheint mir als Hauptmoment die starke Anschwellung jener oben erwähnten dorsalen Zellen zu Grunde zu liegen. Dieselben zeigen sich auch auf den Schnitten viel weniger gefärbt als das benachbarte kleinzellige Material, wenn auch etwas mehr als die Entodermzellen, und nur in der Nähe des Kernes und an einigen Stellen der Peripherie scheint das Plasma dichter zu sein. Diese großen Zellen bilden sechs Längsreihen, doch mögen im Vorderende, wo alle diese Zustände weit weniger entwickelt sind, deren mehr

sein. Die hierdurch bewirkte Ausdehnung der dorsalen Zellplatte scheint mir die Zusammenkrümmung des Embryo sowohl in der Medianebene von vorn nach hinten, als auch die der Seitentheile ventral- und medialwärts zu bewirken. Für die Verschiedenheiten in der Erscheinungsform dieses Vorganges in beiden Körperregionen dürfte hinten die starke Anschwellung der Entodermzellen Ursache sein, welche darin mit den erwähnten dorsalen Zellreihen wetteifern. Durch diese dürfte hier in den Medianpartien eine Krümmung verhindert werden. Das ist vorn nicht der Fall, und hier muss dann wohl, da die medianen Ektodermzellen Ursache der Krümmung sind, diese schon deswegen in der Mitte am stärksten sein. Dies Verhalten wird noch erhöht, wenn sich in Folge der Einwucherung jederseits die lateralen Partien ventralwärts ausbauchen und, so angeschwollen, der Krümmung einen weit größeren Widerstand entgegen setzen als die Mitte.

Die Geschlechtszellen liegen nach wie vor der Entodermanlage ventral auf (Figg. 28 *c*, 29 *c*, 30 *c*).

Die Vollendung der Gastrulation, die die Anlage mehrerer wichtigen Organe des Wurmes in sich schließt, vollzieht sich durch Epibolie. Hinten schieben sich zunächst von beiden Seiten die Mesenchymanlagen, die ursprünglichen Seitenränder der Platte, über die Entodermzellen und die Geschlechtsanlage in der Mitte zusammen und wieder über sie weg die großen Ektodermzellen bis zur Berührung in der ventralen Mittellinie (Figg. 31 *b* und *c*, 32 *b*, *c* und *d* und 33 *b*). Vorn legen sich die Seiten der Rinne an einander und bilden das Rohr des Stomatodäum (Fig. 32 *a*). Dann tritt ebenfalls eine Epibolie der Ektodermzellen ein (Fig. 33 *a*). In der Längsrichtung eilt diese Entwicklung an den beiden Körperenden voraus, doch hinten in weit höherem Maße als vorn, wie aus einem Vergleich der *c*-, *b*- und *a*-Schnitte aller Figuren zu ersehen ist, wo wir in dem Körpertheile, in dem das Entoderm liegt, die Einkrümmung stärker ausgebildet treffen als weiter vorn. Schnitte, die vor den *a*-Schnitten liegen, würden uns auch das ziemlich unbedeutende Vorseilen dieses Vorganges am äußersten Vorderende erkennen lassen. Dementsprechend treffen wir am Kopftheil in Fig. 32 *a* das Stomatodäum bereits geschlossen, während er am Übergang in den Entoderm enthaltenden hinteren Körpertheil noch offen ist (Fig. 32 *e*). Fig. 33 *a* giebt ein Bild der vorderen, 33 *b* der hinteren Körperregion im Querschnitt nach Beendigung des Gastrulationsvorganges, Fig. 35 einen Sagittalschnitt durch ein nur wenig älteres Stadium.

Wir finden dann: vorn in der Mitte das Stomatodäum, gebildet aus der kleinzelligen Mittelpartie des ventralen Vorderrandes, um dasselbe eine mehrschichtige Zellmasse, in der noch keine besonderen Gruppen zu unterscheiden sind. Sie ist dorsal am dünnsten und wird vom großzelligen Ektoderm umgeben. An das Stomatodäum anschließend, treffen wir das vorwiegend zweizeilig angeordnete Entoderm von 16 Zellen, gebildet aus der großzelligen mittleren Partie der ventralen Zellplatte, welche ausschließlich von der mit *E* bezeichneten Blastomere des achtzelligen Stadium abstammt. Auf ihm liegen ventral etwa in der Mitte seiner Länge die beiden Geschlechtszellen. Beide Gruppen werden am Bauch und an den Seiten vom Mesoderm eingehüllt, das den Rücken freilässt, seitlich überwiegend einschichtig, ventral stärker ist. Es wurde gebildet von dem größten Theile der Zellen in der hinteren Hälfte der ventralen Platte und von den entsprechenden dorsalen Randzellen. Alles dies umschließen fünf Längsreihen großer Ektodermzellen, die sich aus den sechs mittleren Zellreihen der dorsalen Platte gebildet haben, indem sich die Zellen der beiden dorsalen Mittelreihen, welche uns die *CII*-Gruppe darstellten, durch einander geschoben haben und nun eine unpaare Reihe in der Medianlinie von der doppelten Zellenzahl bilden. Der Anfang dieser Verschiebung ist in Fig. 27 schon deutlich zu erkennen. Die zwei seitlichen und die zwei ventralen Reihen stammen von hinteren dorsalen Zellen der *AB*-Gruppe ab (vgl. das in der Einleitung zur Gastrulation Gesagte). Ihre ebenfalls stereotype Anordnung will ich hier nicht besprechen.

II. Theoretische Erörterungen.

Vergleichen wir nun das definitive Schicksal der großen Zellfamilien, so viel wir über dasselbe feststellen konnten, mit den entsprechenden Befunden anderer Autoren, besonders BOVERI's und ZUR STRASSEN's bei *Ascaris*, denen sich andere für andere Nematoden angeschlossen haben. Dieselben geben an,

1) dass allein aus der Zelle *E* des achtzelligen Stadium das ganze Entoderm sich bildet, genau wie es sich auch bei *Cucullianus* findet;

2) dass aus der Zelle *P*₄ nur die Geschlechtsanlage hervorgehe. Auch dies dürfte sich bei *Cucullianus* ebenso verhalten.

3) soll, wenn ich die betreffenden Autoren recht verstehe, aus den Zellen *st* und *στ* des etwa 28zelligen Stadium, den Zellen *rs* und *ls* bei ZUR STRASSEN, nur das Stomatodäum hervorgehen, und zwar

dessen ganze Anlage. Für beides sprechen die Verhältnisse bei *Cucullanus elegans* nicht. Denn selbst wenn man noch zwei statt einer Theilung der *MSt*-Gruppe nach dem Stadium der Fig. 25 annimmt, kann ich kaum glauben, dass dieser Zellkomplex so weit nach vorn sich verschieben könne, wie die Rinne in Fig. 27 reicht. Man wird daher eine mehr oder minder starke Betheiligung der *AB*-Elemente annehmen müssen.

In Bezug darauf, dass aus jenen beiden Zellen allein das Stomatodäum sich bilden soll, möchte ich bemerken, dass es mir schwer erklärbar scheint, wie die Gruppen *stII2* und *στII2*, besonders deren hinterste Blastomeren einen Anschluss an die Stomatodäumbildung gewinnen sollte. Ich bin der Überzeugung, dass wenigstens noch diese acht Zellen der *st*- und *στ*-Familie in die Bildung des Mesoderms bei unserm Objekte eingehen.

4) Wenn daher für *Ascaris* angegeben wird, dass die Zellen *m* und *μ* ebenfalls des etwa 28zelligen Stadium (die Zellen *rM* und *lM* bei ZUR STRASSEN) das Mesoderm hervorgehen lassen, so trifft das bei *Cucullanus elegans* bloß in so weit zu, als dieselben hier nur, aber nicht in so weit, dass sie das gesammte Mesoderm aus sich hervorgehen ließen. Denn erstens betheiligen sich *st*- und *στ*-Zellen an dieser Bildung (s. o.). Dann aber sahen wir ja bei der Gastrulation nicht nur alle ventralen Blastomeren, sondern auch die dorsalen Randzellen, d. h. auch zahlreiche Elemente der *AB*-Familie, in das Innere des Embryo gelangen und diese können in der hinteren Körpergegend wohl nur Mesoderm bilden. Doch auch im Vordertheil des Wurmes möchte ich einige *AB*-Zellen für die Mesodermbildung in Anspruch nehmen. Denn bringt man schon die paar Zellen in Abrechnung, die sich an der Ektodermbildung betheiligen (vgl. Figg. 33a und 35) und die, welche das Stomatodäum bilden helfen, so bleiben doch noch weit mehr Elemente, als meiner Meinung nach etwa in die Bildung des centralen Nervensystems eingehen können, und dann wohl ebenfalls als ektodermal angesehen werden müssten.

Ob endlich *C*-Zellen und die *D*-Gruppe mesodermbildend sind, kann ich nicht sicher angeben. Ins Innere verlagert werden sie bei der Gastrulation, doch könnten sie das Proktodäum bilden, dessen Material wir nach Vollendung der Gastrulation bereits im Inneren vorfinden, und dieses könnte man dann vielleicht als ektodermal ansprechen. Immerhin glaube ich kaum, dass alle *D*- und ventralen *C*-Zellen für die Bildung des Proktodäums nöthig sind.

Hiermit ist zugleich über den fünften, sechsten und siebenten

Punkt, die *C*-, *D*- und *AB*-Gruppen, das Nöthige gesagt, und wir fanden auch hier Abweichungen. Denn ich habe die Angaben früherer Autoren über die erste dieser Gruppen so verstanden, dass sie bei *Ascaris* nur ektodermale Elemente liefern soll.

Eine derartig frühzeitige Sonderung der Anlagen für die hauptsächlichsten Organsysteme wie bei *Ascaris* finden wir also bei *Cucullanus elegans* nicht wieder, trotz der überraschend großen Übereinstimmung der ersten Entwicklungsstadien. Die Behauptung zur STRASSEN's: »Wir erkennen also, dass der rhythmische Charakter geradezu ein Merkmal abgiebt, um Zellfamilien ungleicher Prospektivität scharf zu unterscheiden. Ja, dieses Merkmal ist sogar dasjenige, welches von allen weitaus am frühesten hervortritt, denn es verräth die Ungleichheit der morphologischen Bestimmung lange bevor von anatomischen Unterschieden das Mindeste bemerkbar wird,« diese Behauptung, sage ich, trifft auf *Cucullanus* nicht zu und kann also nicht einmal für die Nematoden allgemeine Bedeutung verlangen. Vielmehr deckt sich bei *Cucullanus* die rhythmische Differenzirung nicht mit der morphologischen, scheint vielmehr eine Bedeutung nur für die Ökonomie des Embryo zu haben. Allerdings muss ich dies durch Folgendes einschränken.

Die spezifische Theilungsenergie aller derjenigen Zellgruppen, welche bei *Ascaris* Mesoderm und Ektoderm liefern, ist im Wesentlichen die gleiche. Die Stellung ihrer Furchungen zu den Hauptfurchungen wird wesentlich nur von dem Augenblick ihrer Entstehung bestimmt, was bei den *C*- und *D*-Zellen für *Cucullanus* völlig zutrifft. Nur die *P*- und *E*-Zellen zeigen eine bedeutende Abweichung der spezifischen Theilungsenergie. Beide Familien decken sich aber mit morphologischen Gruppen, und, wenn auch die immerhin vorhandene Differenz zwischen den Kernen der Keimbahn und denen der übrigen Zellen bei *Cucullanus* nicht so deutlich hervortritt wie bei anderen Nematoden, so unterscheiden sich dafür die der Entodermanlage ganz wesentlich von den Kernen der übrigen Blastomeren. Dieser Umstand scheint mir entschieden für die Ansicht zur STRASSEN's zu sprechen, dass die Größe und Struktur, die ein Kern vor der Theilung erreichen muss und die in differenten Gruppen verschieden sind, für den Augenblick seiner Theilung maßgebend und daher auch bestimmend seien für die spezifische Theilungsgeschwindigkeit jeder einzelnen Gruppe, wobei man allerdings das genealogische Moment in dem Begriff der Gruppe unterdrücken müsste.

Es sei mir nun vergönnt noch ein wenig auf die Resultate

BÜTSCHLI's einzugehen. Die von ihm angegebene hellere Plasmahaut wurde bereits erwähnt, eben so fanden wir seine Figuren 1 und 2 mit vorliegenden Resultaten in Übereinstimmung. Zu Fig. 3 möchte ich bemerken, dass die reihenweise Anordnung der Zellen nicht bei allen Embryonen gleich deutlich hervortreten und dass es mir scheinen will, als ob überhaupt derartige Strukturen mit schwächerer Vergrößerung leichter wahrgenommen würden als bei stärkerer. Dass ein Unterschied zwischen beiden Seiten in der That besteht, sahen wir. Was BÜTSCHLI über die Ursachen der Gastrulation und das Wachsen der Ektodermzellen sagt, kann ich nur bestätigen, eben so die von ihm weiter unten erwähnte Differenzirung der Entodermzellen. Dass ich im Gegensatz zu diesem Forscher der Meinung bin, dass auch Zellen, die ursprünglich der dorsalen Platte angehören, ins Innere des Embryo verlagert werden, wurde bereits mehrfach erwähnt. Fig. 5 kann ich ebenfalls nur bestätigen, doch dürfte der optische Schnitt nicht median gefallen sein, oder die Zellenzahl hat sich an demselben nicht genau bestimmen lassen. In Fig. 7 sehe ich einen Querschnitt durch die vordere Region, den ich nach selbst gesehenen optischen Schnitten sehr treffend finde. Dass derselbe sich selten findet, ist bei der dazu erforderlichen Lage des Embryo wohl selbstverständlich. Aus den Figg. 4 und 6 dagegen weiß ich nichts zu machen. Ich fand den Verlauf der Gastrulation durchaus regelmäßig. Figuren dieser Art, welche ich traf, waren stets nur einseitig umgeschlagen, wie dies Textfig. 5 in ganz geringem Maße zeigt, und ich habe derartige Bildungen stets für Kunstprodukte gehalten. Andererseits zeigten Embryonen in Folge der Differenzirung einzelner Zellgruppen oft bei schwacher Vergrößerung Bilder, die an BÜTSCHLI's Fig. 4 erinnerten. Was Fig. 8 betrifft, so kennen wir durch die neueren Untersuchungen die von BÜTSCHLI's Angaben abweichende Entstehung des Mesoderms bei Nematoden, die ich im Allgemeinen ja auch für *Cucullanus* bestätigen konnte. Bei der Schwierigkeit ohne Schnitte an ungefärbtem Material dieses Stadium zu analysiren, dürfte BÜTSCHLI die ventralen Mesodermkerne ins Ektoderm eingezeichnet haben, welches hier keine Kerne zeigt, die Zellen des Proktodäums aber mit zum Entoderm gezogen haben, da er ja auch mehr als 16 Entodermzellen einzeichnet. Die Angabe, dass das Mesoderm auf der Dorsalseite hinter der Ventralseite zurückbleibt, stimmt mit der Thatsache überein, dass auch auf späteren Stadien noch das Mesoderm sich dorsal nur wenig über den Kopf hinaus nach hinten erstreckt.

Wie sehr meine Angaben trotz der vielerlei Abweichungen mit

denen BÜTSCHLI's übereinstimmen, wurde mir erst klar, als mir die jüngst erschienene Arbeit CONTE's: »Contributions à l'embryogénie des Nématodes« in die Hände kam. Nach seiner Angabe in dem auf unsere Stadien bezüglichen Abschnitt über *Cucullanus elegans* führt eine totale Furchung zu einer Blastula à cavité de segmentation virtuelle. So weit stimmen unsere Angaben. Der Autor fährt nun fort: »Cette blastula ne tarde pas à s'aplatir sur une de ses faces: les cellules de la face bombée débordant celles de la face aplatie. Ces dernières au nombre de trois (Fig. 37) représentent les initiales mésoendodermiques.

La fente blastocoelienne devient de plus en plus apparente. La face bombée s'incurve de plus en plus, le massif mésoendodermique s'enfonce et on arrive à un stade représenté en coupe par la figure 38 et qui a l'aspect d'une gastrula embolique. Puis les cellules superficielles continuent à se multiplier, enveloppent complètement le massif interne (Fig. 39) et finissent par constituer un mauchon dont la paroi s'accroît très rapidement et dans lequel sont plongées les initiales mésoendodermiques. C'est ce que l'on voit dans les figures successives 39 et 40.

La gastrulation que nous verrons n'est point une véritable gastrulation embolique: les initiales mésoendodermiques ne se multiplient pas en s'invaginant: ce sont les cellules ectodermiques, qui se multiplient pour arriver à les envelopper. Cette multiplication se poursuit très activement. Le résultat est une lame (Fig. 42) à deux couches de cellules entre les quelles quelques éléments représentent les initiales mésoendodermiques dont le développement est beaucoup plus tardif.« Den übrigen Theil dieses Abschnittes füllen neben einer ökologischen Angabe Betrachtungen über die Verkehrtheit der Anschauungen BÜTSCHLI's und eine kurze Zusammenfassung der eigenen Resultate im Gegensatz zu denen BÜTSCHLI's.

So wichtige Behauptungen stützen sich nun auf sechs Abbildungen von Schnitten, von welchen vier, Figg. 38—41, von schlecht orientirten Embryonen stammen, und drei, Figg. 39—41, nicht auf einander folgende, sondern ungefähr gleichalterige Stadien wiederzugeben scheinen. Dies Vorkommnis darf uns übrigens nicht Wunder nehmen. CONTE hat nämlich seine Untersuchungen vorwiegend, bei *Cucullanus*, vermute ich, ausschließlich, an Schnittserien durch den ganzen mit Eiern gefüllten Uterus angestellt, wobei sich natürlich nur sehr selten ein in einer brauchbaren Richtung getroffener Embryo findet. Über diese und das Alter der einzelnen

Stadien ist sich der Verfasser, scheint es, selbst nicht klar gewesen. Dafür spricht wenigstens, dass er für keine der Figuren die Schnitt-richtung angiebt, obwohl er doch aus den Arbeiten von ZUR STRASSEN und SPEMANN, — die von ZIEGLER und die neue von BOVERI (1899), haben ihm noch nicht vorgelegen, — ersehen musste, dass bei den von diesen untersuchten Nematoden das Bild je nach der Richtung des Schnittes nothwendig ein durchaus verschiedenes wird, was schon danach und erst recht nach den Angaben und Darstellungen BÜTSCHLI's — die KÖLLIKER's und GABRIEL's hat er nicht erwähnt — auch für *Cucullanus elegans* zu erwarten war. So kann man sich leicht vorstellen, dass ein im Embryo seiner Fig. 37 durch die zweite Zelle der face bombée von oben rechts und die Mittelzelle der face aplatie geführter Schnitt ein ganz ähnliches Bild, wie es Fig. 38 zeigt, ergeben könnte. Dabei erfahren wir nicht das Geringste über die Blastomerenzahl der den Figuren zu Grunde liegenden Objekte, nicht einmal das relative Alter aus der Größe festzustellen bietet sich eine Möglichkeit, da alle Angaben über die Vergrößerung fehlen.

CONTE spricht ferner von einer fente blastocoelienne, zeichnet aber gerade wie ich die hellen Schichten des Außenplasmas oft als Spalten zwischen den Zellen. Was man in seinen Figuren allenfalls für ein spaltförmiges Blastocöl halten könnte, unterscheidet sich nun durchaus nicht von solchen doppelt gezeichneten Zellgrenzen, aber auch über diese Schwierigkeit wird uns kein Wort der Aufklärung gegönnt. Der Verfasser muss dann aber nicht von uns verlangen, dass wir seine Behauptung einer fente blastocoelienne für erwiesen ansehen sollen. Wie er aber endlich zu seiner Fig. 42 kommt und was man sich bei dem hellen granulirten mittleren Inter-cellularraum denken soll, ist mir ein Räthsel.

Auf solche Grundlagen und eine Vermuthung ROULE's gestützt erklärt nun CONTE die bisher allgemein für richtig gehaltenen Resultate eines unserer zuverlässigsten Beobachter, BÜTSCHLI's, zu denen derselbe auf Grund viel genauerer Angaben kommt, für irrtümlich. Fehlerlosigkeit kann man ja sicherlich nicht von einer Arbeit fordern. Immerhin durfte man doch wohl unter den vorliegenden Verhältnissen den Versuch einer etwas sorgfältigeren Begründung erwarten.

Eine Vermittlung zwischen CONTE's und meinen Resultaten über *Cucullanus elegans* konnte ich nirgends entdecken. Wo ich glaubte eine seiner Figuren nach meinen Resultaten auf ein bestimmtes that-

sächliches Stadium beziehen zu können, widersprach dem der Text, und wo ich es von den Angaben des letzteren glaubte, widersprachen die Figuren. Übrigens scheinen mir letztere selbst nicht alle in Übereinstimmung mit den Angaben des Textes, ich meine die Fig. 39 und die Angaben über die Ento- und Mesodermanlage. Die Kernverhältnisse links oben in besagter Figur scheinen sich nur so deuten zu lassen, dass sich dort so eben eine Zelle geteilt hat und von den Tochterzellen, in denen die Kerne noch nicht völlig zur Ruhe gekommen sind, die eine in der Ektodermhülle liegt, die andere sich im Inneren derselben findet. Fassen wir nun die allgemeinen Beziehungen dieses Schnittes eben so auf wie CONTE, so wird es uns kaum gelingen dieses Bild zu deuten. Dass bei der Entwicklung des Entoderms und Mesoderms noch vom Ektoderm Elemente an diese Keimblätter abgegeben würden, davon finden wir beim Autor nichts. Dass es sich aber um eine bei ihrer Einwanderung in die Blastulahöhle sich theilende Zelle der drei initiales mésoendodermiques handele, diese Annahme verbietet uns die ausdrückliche entgegengesetzte Angabe des Verfassers.

Recht interessant dagegen ist jene ökologische Beobachtung CONTE's, die ich zur Ergänzung der wenigen bereits in der Einleitung gemachten einschlägigen Bemerkungen hier anführen will. CONTE fand nämlich den *Cucullanus elegans* nur äußerst selten im Barsch, äußerst reichlich dagegen im Enddarm von *Acerina cernua* Cuv., die aus der Saône stammten.

Interessant war mir ferner, dass Herr CONTE für *Sclerostomum equinum* auf älteren Stadien genau dieselbe rinnenförmige, das Entoderm vom Bauch her umfassende Anordnung des Mesoderms an giebt und im Querschnitt darstellt, wie sie von ihm auch für *Cucullanus elegans* an einer Stelle, wo er auf dessen spätere Entwicklung zu sprechen kommt, dargestellt wird und wie sie auch, etwas modificirt, meine Figur zeigt. Übrigens hat jetzt Herr NEUHAUS dieselbe Anordnung für *Rhabdonema nigrovenosum*, und viel früher ZUR STRASSEN für *Bradynema rigidum* beschrieben, so dass es scheint, als ob derartige Verhältnisse thatsächlich bei den Nematoden sehr verbreitet sind. Auch eine Angabe TH. LIST's (1893) lässt sich wenigstens in diesem Sinne deuten. Derselbe bildet für ein entsprechendes Stadium von *Pseudalius inflexus* einen Durchschnitt ab, der dem von CONTE für *Sclerostomum* gegebenen sehr ähnelt, nur dass er Ventral- und Dorsalseite vertauscht hat.

Die Veröffentlichung CONTE's von 1901 enthält, so weit sie uns

hier interessirt, nichts von der eben besprochenen Arbeit wesentlich Abweichendes und braucht daher nicht näher durchgegangen zu werden.

Dies ist aber für die Dissertation von TH. LIST (1894) nothwendig, da der Verfasser angiebt über den Furchungstypus des *Cucullanus elegans* durch seine Untersuchungen an *Pseudalius inflexus* Aufschluss gegeben zu haben. Hierin irrt er, so weit ich aus seinen Angaben die Verhältnisse beurtheilen kann, ohne sein Objekt selbst studirt zu haben. Leider giebt LIST keine Abbildungen, doch wird dieser Mangel durch die recht anschauliche Beschreibung einiger Stadien theilweise ausgeglichen. LIST's Angaben stimmen sehr mit denen HALLEZ' überein, so die über die Stadien 1—8, auch kommt er zu derselben irrthümlichen Ableitung der Schwanzzellen, wie er unsere Zellen cII und γII nach GOETTE's Vorgang (1882) bezeichnet, von seiner *En*-Blastomere des zweizelligen Stadiums. Dagegen sieht er erst auf einem Stadium mit acht Abkömmlingen der letzterwähnten Blastomere die Urmesodermzellen, zwei an der Zahl, als gesondert an, im Gegensatz zu HALLEZ, der BOVERI's und unsere Zellen *MSt* und *C* des achtzelligen Stadiums bereits als solche anspricht, und wohl unabhängig von BOVERI, dessen Arbeit von 1892 er nicht zu kennen scheint. Die erste nachweisliche Abweichung von *Cucullanus elegans* besteht in dem Auftreten einer Furchungshöhle bei *Pseudalius inflexus*, ein Unterschied, der allein schon die Verschiedenheit beider Furchungstypen zeigt. Denn wenn ich auch glaube mich BÜTSCHLI anschließen zu dürfen, in Betreff der geringen Werthung dieses Unterschiedes für principielle Fragen, so gewinnen doch die thatsächlich vorhandenen Unterschiede in der Gesamtform der Embryonen hierin einen deutlichen Ausdruck. In dem nun folgenden Absatz giebt LIST an, dass das Ektoderm durch Zelltheilung vierreihig und dann mehrreihig wird. Leider bleibt ungewiss ob Quer- oder Längsreihen gemeint sind, so dass wir daraus keinen Maßstab für das Alter der vorliegenden Stadien gewinnen können. Nun folgt der für unsere Auffassung wichtigste Abschnitt.

»Sobald die Ektodermplatte ihre größte Ausdehnung erreicht hat, stellt der Embryo eine vollständig zusammengedrückte zweischichtige Zellplatte dar. Dieses Stadium, das nur von kurzer Dauer ist, ist ein sehr charakteristisches. Bald darauf sehen wir die ektodermalen Ränder der dorsalen Seite gegen die ventrale Seite hin umbiegen. . . Dieser Zeitpunkt ist desshalb wichtig, weil sich außerdem noch sehr wesentliche Veränderungen abspielen. Das Entoderm, das vorher

noch deutlich vom Ektoderm durch die Blastulahöhle getrennt war, ist während der Zellenvermehrung auf der Dorsalseite immer mehr in die Tiefe gesunken und hat die Blastulahöhle vollständig verdrängt. Auf der Ventralseite bemerken wir außer den wenigen neu entstandenen Entodermzellen, dass die ersten Mesodermzellen als Descendenten der beiden Mesodermzellen entstanden sind. Sie liegen zu beiden Seiten des Entoderms. Die Mesodermzellen zeichnen sich vor Allem durch ihre geringe Größe aus, sie sind perlschnurartig an einander gereiht und schwer in diesem Stadium zu beobachten. . . .

Klaren Aufschluss über die Lage der Mesodermzellen giebt uns wieder ein Querschnitt. Die kleinen Mesodermzellen sind den großen Entodermzellen aufgelagert und eng dem umgestülpten Ektodermrand angeschmiegt.«

Um zu einem Urtheil über diese Vorgänge zu gelangen, glaube ich, ist es am einfachsten, das letztgeschilderte Stadium näher ins Auge zu fassen. Es sind wenige Entoderm- und die ersten Mesodermzellen neu entstanden. Es würde diese Angabe zunächst auf ein Stadium von vier *MSt*-Zellen schließen lassen. Da man aber bei je zwei Zellen nicht wohl von perlschnurartiger Aneinanderreihung sprechen kann, so muss man wohl die Existenz von jederseits vier, also im Ganzen acht *MSt*-Zellen annehmen, und somit müssten wir zum Vergleich BOVERI's Fig. 23 heranziehen. Mit dieser und den anschließenden stimmt denn auch der obige Querschnitt einigermaßen überein, und die Angabe, dass erst in dieser Zeit das Ektoderm auf die Ventralseite übergreift, was bei *Cucullanus elegans* kaum einen Sinn geben würde, verstehen wir hier leicht, wenn wir die Querschnitte 22 *d*, 23 *c*, 25 *b* der BOVERI'schen Arbeit vergleichen. Auf diesem Stadium, so hören wir nun weiter, beginnt die Gastrulation, also ganz wie bei *Ascaris*, besonders wenn man beachtet, dass die Entodermzellen sich bereits vorher einsenkten, und ganz wie bei dieser vollzieht sich der Vorgang unter lebhaften Zelltheilungen. Bei *Cucullanus* sahen wir letztere fast beendet zur Zeit der Einkrümmung, welche sich auch, genau wie BÜTSCHLI angiebt, durch Größenwachsthum ektodermaler Elemente vollzieht. Ich glaube dies wird genügen, um zu überzeugen, dass *Pseudalius inflexus* sich überwiegend nach Art von *Ascaris* entwickelt und nur in der stärkeren Abplattung einiger früher Stadien und dem Verschwinden des Blastocöls während der Gastrulation Ähnlichkeiten mit *Cucullanus* aufweist.

Übrigens sehen wir, dass LIST in der Erkenntnis der Mesoderm-

bildung der Wirklichkeit schon weit näher gekommen ist als GOETTE und es ist ein Irrthum, wenn er glaubt, die Angaben desselben bestätigen zu können. Denn die Zellen, welche GOETTE bei *Rhabditis* als Urmesodermzellen zeichnet, treten erst auf viel späterem Stadium auf und können daher nicht wohl den Zellen m und μ oder mst und $\mu\sigma\tau$ der BOVERI'schen Arbeit oder den entsprechenden Blastomeren in der Arbeit LIST's gleich gesetzt werden.

Nach diesen Ausführungen ist es nicht mehr nöthig, die Mittheilung LIST's von 1893 näher durchzugehen, da dieselbe außer der bereits oben erwähnten Figur und den zugehörigen Angaben über das Mesoderm in Kürze dasselbe giebt wie die Dissertation.

Wir sahen also, dass mit höchst geringen Abweichungen sich die Zelltheilungen bei *Cucullanus* genau eben so vollziehen, wie bei *Ascaris*, dass sich aber die Gestalt langsam zu einer Platte ausbildet, die sich immer deutlicher ausprägt. Dabei geht der Zeitpunkt der Gastrulation, wie wir ihn bei *Ascaris* finden, bei welcher ZUR STRASSEN das 48zellige Stadium als solchen bezeichnet, während BOVERI letzteres wenigstens als Beginn gelten lässt, ohne merkliche Formänderungen vorüber, wenn wir nicht auf jenes momentane Verschwinden der *E*-Zellen Werth legen wollen. Die verschiedenen Organanlagen erreichen eine Größe, bei welcher bei anderen Nematoden die Gastrulation wohl meist als abgeschlossen angesehen wird, und es zeigen sich deutliche histiologische Differenzirungen. Aber der junge Wurm gleicht noch immer völlig einer Platte oder ist höchstens ein wenig in der Längsrichtung gekrümmt. Da plötzlich während, oder vielmehr nach fast beendeter zehnter Haupttheilung krümmt sich die Platte von den Seiten her zusammen und es tritt eine Gastrulation ein. Aber dies ist kein reiner Gastrulationsprocess, mit ihm, oder durch ihn verläuft die Bildung anderer wichtiger Organanlagen, so dass nach Vollendung der Gastrulation gleich auch der Wurmtypus da ist. Die Fertigstellung zum Ausschlüpfen geschieht, wie ich schon hier verrathen will, ganz oder fast ganz ohne Zelltheilung, nur durch Streckung aller vorhandenen Elemente.

Was hat dies Alles nun für eine Bedeutung. Mir scheint wir haben es in Zusammenhang zu bringen mit der Ernährung des Embryo. Derselbe bekommt kaum Nahrungsdotter mit, wächst aber thatsächlich. Er kann dies, wie bereits andere Autoren angaben, nur dadurch, dass er aus der ihn umgebenden intrauterinen Flüssigkeit, die leicht durch die äußerst zarte Embryonalhülle diffundiren kann, gelöste Nährstoffe aufnimmt, und zwar geschieht dies wahrscheinlich von

allen Zellen. Hierfür ist die flach ausgebreitete Form ein außerordentlicher Vorzug gegenüber der anderer Nematoden, bei welcher eine ausreichende Ernährung aller Theile auf diese Weise nur recht schwer möglich erscheint, wie wir ja auch unter ähnlichen Umständen oft die Embryonen, dem unorganisirten Dotter flach ausgebreitet aufliegend, sich entwickeln sehen. So schiebt der *Cucullanus* seine Abrundung möglichst weit hinaus, bis er auch die letzte Zelltheilung hinter sich hat, die ihm nöthig war, um nachher als freie Larve den Kampf ums Dasein aufzunehmen. Hat er diese im besten Ernährungszustande vollendet, so rollt er sich zusammen, streckt sich, macht sich dünn und verlässt das Mutterthier. Es ist also diese Form des Embryo eine Anpassung an die intrauterine Ernährung und ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich sie als cänogenetisch durch die vivipare Fortpflanzungsweise des *Cucullanus elegans* entstanden anspreche. Daher geben diese Verhältnisse keine Grundlage ab für weitgehende phylogenetische Spekulationen, die sich auf Homologie gründen sollen, und bieten nur vielleicht eine hübsche Analogie mit manchen Entwicklungsformen bei ganz fern stehenden Thiergruppen, bei welchen sich Ähnliches aus ähnlichen Gründen an viel complicirteren Organismen phylogenetisch ausgebildet hat. Übrigens darf man aus HALLEZ' Angaben schließen, dass sich eine zusammenhängende Reihe von Übergängen findet, zwischen der normalen Nematodenentwicklung und den extremen Zuständen, wie wir sie bei *Cucullanus elegans* treffen (HALLEZ 1885). Für diese Auffassung spricht auch das Vorkommen ähnlicher Verhältnisse bei *Pseudalius inflexus*, einem Nematoden, der nach SCHNEIDER's Monographie ebenfalls vivipar ist. Um aber ein definitives Urtheil über den Zusammenhang zwischen intrauteriner Ernährung und der Gestalt des Embryo bei den Nematoden zu fällen, dazu scheinen mir unsere Kenntnisse von der Entwicklung der einzelnen Nematodenarten doch noch bei Weitem nicht auszureichen.

Nun käme ich zur Darstellung, wie diese Entwicklung des *Cucullanus elegans* aufzufassen sei. Denn wenn auch, wie bereits erwähnt, ein Vergleich mit den ontogenetischen Erscheinungen bei anderen Würmergruppen keinen großen Werth zu haben scheint, so könnte man doch vielleicht erwarten, dass ich Einiges darüber sage, wie die Vorgänge bei der Ontogenese des *Cucullanus elegans* auf die bei anderen Nematoden beobachteten zurückzuführen seien, besonders ob ich die zweischichtige Zellplatte als eine zusammengedrückte Blastula oder als eine ausgebreitete Gastrula ansehe. Dies werde

ich aber nicht thun, da ja in dieser Hinsicht die Auffassung nicht einmal bei *Ascaris* eine übereinstimmende ist und zwei Autoritäten auf diesem Gebiete, wie BOVERI und ZUR STRASSEN verschiedener Meinung sind. Selbst aber etwas Allgemeines bezüglich der Gastrulation bei den Nematoden vorzutragen, werde ich mich nicht unterfangen, finde ich doch nicht einmal eine genügende Definition des Begriffes »Gastrulation«, mit der ich arbeiten könnte. Thatsächlich ist Folgendes: Die Verlagerung einer Zellgruppe ins Innere der anderen verläuft bei anderen Nematoden gleichzeitig mit Furchungsvorgängen und der Ausbildung des Zellmaterials für die einzelnen Keimblätter. Dabei mögen beide Einzelercheinungen in causalem Zusammenhang stehen, jedenfalls erscheinen sie wie ein einheitlicher Vorgang. Dagegen sind bei *Cucullanus elegans* beide wohl im Laufe der phylogenetischen Entwicklung zeitlich von einander getrennt. Es besteht zwischen ihnen kein causaler Zusammenhang mehr, der vielleicht durch geringe Änderungen in der Theilungsrichtung und der Theilungszeit einiger Blastomeren gelöst wurde. Daher wurde denn auch für die Verlagerung der einen Zellgruppe in das Innere der anderen, der besondere neue Mechanismus nothwendig und es stellen sich nunmehr beide Erscheinungen als zwei völlig verschiedene Vorgänge dar. Betrachten wir die Sache so, so scheinen diese Verhältnisse selbst für die Systematik der Nematoden von sehr geringem Werth. Denn das Nichtauftreten jener Gastrulationsverzögerung würde nichts beweisen, ihr Auftreten aber nur zu der Annahme führen können, dass bei der betreffenden Form oder schon bei ihren Vorfahren die vivipare Fortpflanzungsart bereits seit langer Zeit sich findet.

Rostock, im December 1902.

Litteraturverzeichnis.

1. VAN BENEDEN, Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Mém. cour. et m. d. sav. étrang. de l'acad. Belg. T. XXXIV. 1869.
2. BOVERI, Über Differenzirung der Zellkerne während der Furchung des Eies von *Ascaris megalocephala*. Anat. Anz. Bd. II. 1887.
3. — Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megalocephala* nebst Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte der Nematoden. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München. Bd. VIII. 1892.
4. — Die Entwicklungsgeschichte von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. In der: Festschrift zum siebenzigsten Geburtstag von KARL VON KUPFFER. Jena 1899.

5. BÜTSCHLI, Zur Entwicklungsgeschichte des *Cucullanus elegans*. Diese Zeitschr. Bd. XXVI. 1876.
6. CONTE, Contributions à l'embryologie des Nématodes. Annales de l'université de Lyon I. 8. 1902.
8. GABRIEL, De *Cucullani elegantis vivipari evolutione*. Diss. Berolini 1853.
9. HALLEZ, Recherches sur l'embryogénie et sur les conditions du développement de quelques Nématodes. Paris 1885.
10. KÖLLIKER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. MÜLLER's Archiv 1843.
11. LEUCKART, Die Parasiten des Menschen. 1876.
12. LIST, TH., Zur Entwicklungsgeschichte des *Pseudalius inflexus*. Biol. Centralblatt XIII. 1893.
13. ——— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden. Inaug.-Diss. Jena 1894.
14. VOM RATH, Zur Konservirungstechnik. Anat. Anz. XI. 1896.
15. SCHNEIDER, Monographie der Nematoden. Berlin 1866.
16. SPEMANN, Zur Entwicklung des *Strongylus paradoxus*. Zool. Jahrb. 1895.
17. ZUR STRASSEN, *Bradynema rigidum*. Diese Zeitschr. Bd. LIV. 1892.
18. ——— Embryonalentwicklung von *Ascaris megalocephala*. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. III. 1896.
19. ZIEGLER, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Diese Zeitschr. 1895.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVI.

Über die Buchstabenbezeichnung und die Farbengebung siehe die Einleitung.)

Fig. 1. Zweizelliger Embryo in Vorbereitung zur Furchung. Vergr. 1050/1.

Fig. 2. Dreizelliger Embryo in Vorbereitung der Furchung von der Seite. Vergr. 1050/1.

Fig. 3. Vierzelliger Embryo von rechts. Vergr. 1050/1.

Fig. 4. Vierzelliger Embryo während der Kerntheilung, *a*, von links, *b*, von der Bauchseite. Vergr. 1050/1.

Fig. 5. Sechszelliger Embryo von der Ventralseite. Vergr. 970/1.

Fig. 6. Sechszelliger Embryo in der Kerntheilung von links. Vergr. 970/1.

Fig. 7. Achtzelliger Embryo *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventral-, *c*, von der linken Seite. Vergr. 1090/1.

Fig. 8. Achtzelliger Embryo bei der Kerntheilung. Ventralansicht. Vergr. 1090/1.

Fig. 9. Zwölfzelliger Embryo *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventral-, *c*, von der linken Seite. Vergr. 1090/1.

Fig. 10. 13-zelliger Embryo *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1050/1.

Fig. 11. 15-zelliger Embryo *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1050/1.

Fig. 12. 15-zelliger Embryo in Vorbereitung zur Furchung; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1050/1.

Fig. 13. 19-zelliger Embryo während der Furchung; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1050/1.

Fig. 14. Embryo von 20 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1050/1.

(Figg. 23 *a* bis 25 siehe folgende Tafel.)

Tafel XXVII.

Über Buchstabenbezeichnung und Farbengebung siehe die Einleitung.)

Fig. 15. Embryo von 24 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1030/1.

Fig. 16. Embryo von 28 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1030/1.

Fig. 17. Embryo von 35 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Beide Ansichten sind nicht genau entgegengesetzt. Vergr. 1030/1.

Fig. 18. Embryo von 45 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1030/1.

Fig. 19. Embryo von 53 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1170/1.

Fig. 20. Embryo von 91 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1170/1.

Fig. 21. Embryo von 108 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1110/1.

Fig. 22. Embryo von 177 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1110/1.

(Figg. 23—25 mussten in Rücksicht auf das Tafelformat auf Tafel XXVI untergebracht werden.)

Fig. 23. Embryo von 198 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1110/1.

Fig. 24. Etwa 210-zelliger Embryo von der Ventralseite. Vergr. 1110/1.

Fig. 25. Embryo von 354 Zellen von der Ventralseite. Vergr. 1110/1.

Tafel XXVIII.

Allgemein gültige Bezeichnungen. *Ek*, Ektoderm; *En*, Entoderm; *Mes*, Mesoderm; *Pr*, Urgeschlechtszellen; *Sta*, Stomatodäumanlage; *SE*, Zellreihen des sogenannten sekundären Ektoderm (= der dorsalen *C*-Gruppe); *Sto*, Stomatodäum. *KAZ*, Zellen der Anlage des Kopf-, *SAZ*, des Schwanzendes.

Fig. 26. Dorsalseite eines etwas älteren Embryo als der der Fig. 25. Vergr. 1110/1.

Fig. 27. Embryo während der Gastrulation; *a*, Dorsal-, *b*, Ventralseite. Vergr. 1110/1.

Fig. 28. Querschnitte durch einen Embryo von etwa gleichem Alter wie der der Fig. 26. Vergr. 1110/1. *a*, Dritter Schnitt der Serie (durch das Hinterende der Kopfregion); *b*, fünfter Schnitt (durch die Gegend vor den Geschlechtszellen); *c*, sechster Schnitt (durch die Gegend der Geschlechtszellen).

Fig. 29. Querschnitte durch einen etwas älteren Embryo. Vergr. 1110/1. *a*, Dritter Schnitt der Serie (durch die vordere Körperregion); *b*, fünfter Schnitt (dicht vor den Geschlechtszellen); *c*, sechster Schnitt (durch die Gegend der Geschlechtszellen).

Fig. 30. Querschnitte durch ein etwa Fig. 27 entsprechendes Stadium. Vergr. 1110/1. *a*, Dritter Schnitt der Serie (durch die Gegend der Stomatodäumanlage); *b*, vierter Schnitt (durch die Gegend der vordersten Entodermzellen); *c*, fünfter Schnitt (durch die Gegend der Urgeschlechtszellen); *d*, sechster Schnitt (durch die Gegend der hintersten Entodermzellen).

Fig. 31. Querschnitte durch einen etwas älteren Embryo. Vergr. 1110/1. *a*, Dritter Schnitt der Serie (durch die Gegend der Stomatodäumanlage); *b*, fünfter Schnitt (durch die Gegend vor den Urgeschlechtszellen); *c*, sechster Schnitt (durch die Gegend der Urgeschlechtszellen).

Fig. 32. Querschnitte durch einen Embryo bei fast vollendeter Gastrulation. Vergr. 1110/1. *a*, Zweiter Schnitt der Serie (durch die Gegend des Stomatodäums); *b*, vierter Schnitt (durch die Gegend vor den Urgeschlechtszellen); *c*, fünfter Schnitt (durch die Gegend der Urgeschlechtszellen); *d*, sechster Schnitt (durch die Gegend hinter den Urgeschlechtszellen); *e*, dritter Schnitt (durch die Gegend des Hinterendes der Stomatodäumanlage).

Fig. 33. Querschnitte durch Embryonen nach Vollendung der Gastrulation. Vergr. 1110/1. *a*, Querschnitt durch die Gegend des Stomatodäum; *b*, Querschnitt durch den hinteren Körpertheil (eines anderen Embryo).

Fig. 34. Längsschnitt durch einen Embryo von ungefähr demselben Alter wie der der Figuren 27 und 30. Vergr. 1110/1.

Fig. 35. Längsschnitt durch einen Embryo, der wenig älter ist als das Stadium der Figur 33.

Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren.

Von

Dr. Enoch Zander

Erlangen.

Mit Tafel XXIX und 15 Figuren im Text.

Die vorliegende Untersuchung bildet die dritte Fortsetzung einer Serie von morphologischen Studien, durch die ich eine Lösung der Frage anstrebe, ob die im entwickelten Zustande so grundverschieden erscheinenden Kopulationsapparate der Insekten einen einheitlichen Plan ihres morphogenetischen Aufbaues erkennen lassen oder nicht. Nachdem ich nachgewiesen hatte (11 a, b), dass die männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren und Trichopteren durch sekundäre Differenzirung eines einfachen Primitivzapfenpaares entstehen, das am Grunde einer postsegmentalen Epidermiseinsenkung der zwölften Bauchschuppe wuchert, wandte ich mich, angeregt durch die vielfachen morphologischen Beziehungen zwischen Trichopteren und Lepidopteren, dem Studium des Begattungsorgans der Schmetterlinge zu, dessen Resultate ich hiermit der Öffentlichkeit übergebe.

In der Voraussetzung, dass der Bau des Kopulationsorgans der Lepidopteren durch die Untersuchungen der letzten Jahre hinreichend klar gestellt sei, studirte ich zunächst ausschließlich die Genese des Apparates. Bei eingehender Prüfung der in der Litteratur niedergelegten Beobachtungen erkannte ich jedoch, dass die vorhandenen anatomischen Angaben sehr mangelhaft und ungenau seien. In Folge dessen war eine erneute gründliche Untersuchung des fertigen Apparates unbedingt nothwendig, bevor ich der Frage nach seiner morphologischen Bedeutung näher treten konnte.

I. Der Bau des fertigen Apparates.

Ogleich der männliche Geschlechtsapparat der Lepidopteren wiederholt untersucht worden ist, wurde doch noch niemals die Frage

aufgeworfen, ob ein einheitlicher Plan den Bau desselben beherrsche, da die meisten Autoren, sich auf das Studium einzelner Familien, Gattungen und Arten beschränkend, zufrieden waren, wenn sie einige für die Artunterscheidung werthvolle Charaktere gefunden hatten. Für den Morphologen besitzt daher die Mehrzahl der vorliegenden Arbeiten über den fertigen Apparat (GOSSE, 2, CHOLODKOVSKI, 3, WHITE, 5, STICHEL, 6, HOFFMANN, 7, PEYTOUREAU, 8) lediglich historisches Interesse. Auch die Untersuchungen von STITZ (10), KLINKHARDT (12) und POLJANEC (13), die in jüngster Zeit den Geschlechtsapparat einiger Lepidopteren studirten, haben unsere Kenntniss desselben nur wenig gefördert, da die Verfasser wesentliche Theile des Organs übersehen resp. falsch gedeutet haben. Ich will desshalb davon absehen, die Angaben meiner Vorgänger genauer zu registriren. So weit sie für meine Betrachtungen bedeutungsvoll sind, werde ich an geeigneter Stelle auf dieselben zurückkommen.

Das Material für meine Studien stellte mir zum größten Theile Herr Prof. FLEISCHMANN mit dankenswerthester Freigebigkeit zur Verfügung, so dass ich zahlreiche Species aus allen größeren Lepidopteren-Gruppen untersuchen konnte. Um den Leser nicht durch langathmige Detailbeschreibungen zu ermüden, habe ich meine Befunde in zehn Tabellen (p. 590—613) übersichtlich zusammengestellt und kann mich an der Hand derselben auf eine zusammenfassende und vergleichende Schilderung beschränken.

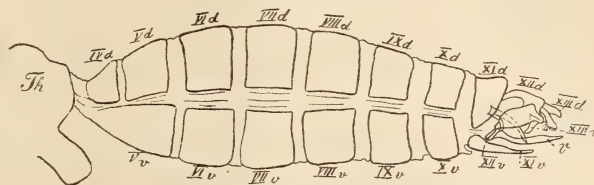
Das Studium des männlichen Geschlechtsapparates offenbart uns eine geradezu verwirrende Formenmannigfaltigkeit. Nichtsdestoweniger gelingt es bei sorgfältiger Analyse leicht, einen sämtlichen untersuchten Lepidopteren gemeinsamen Bauplan des abdominalen Hautskelettes und der Geschlechtsanhänge festzustellen, der sich in seinen wesentlichen Zügen vollkommen mit dem früher (11 b) von mir geschilderten Stile der Trichopteren deckt. Hier wie dort ist das Abdomen von zehn deutlich unterscheidbaren Chitinringen umgürtet, die dem vierten bis dreizehnten Körpersegmente angehören. Die Angaben von STITZ (10), dass das Abdomen der Butaliden nur neun Segmentringe aufweise, kann ich auf Grund eingehender Studien nicht bestätigen, da ich bei *Butalis chenopodiella*, *cuspidella* und *noricella* ohne Schwierigkeit zehn Abdominalringe zähle (Textfig. 1). Bei *Butalis noricella* sind allerdings die zehnte und elfte Bauchschuppe größtentheils membranös, aber trotzdem deutlich erkennbar (Textfig. 2 *Xv*, *XIv*). Eben so wenig konnte ich eine Verwachsung der elften und zwölften Rückenschuppe,

die STITZ für *Aglossa pinguinalis* und *Hydrocampa nymphaeata* angiebt, bei diesen noch bei anderen Arten beobachten.

Die Ausbildung der Segmentringe ist in der vorderen und hinteren Region des Abdomens verschieden, da die Cuticula der ersten Abdominalsegmente eine andere Gliederung und Chitinisierung erkennen lässt als die der letzten.

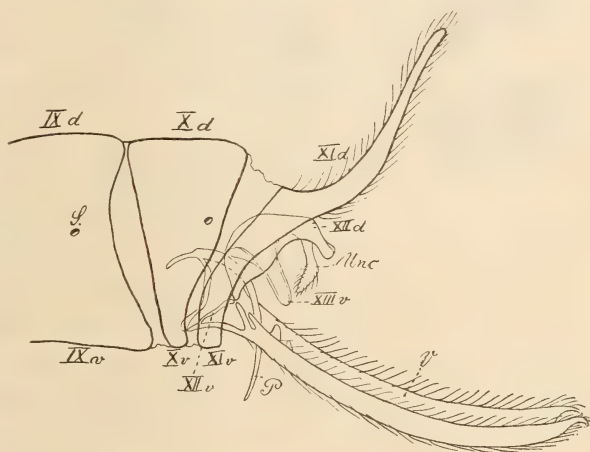
Abgesehen davon, dass dem ersten Abdominalsegmente eine Bauchschruppe stets fehlt, ist die Wand der folgenden fünf Segmente (Körpersegmente V–IX) gleichförmig in je eine Bauch- (Sternit) und Rückenschruppe (Tergit) gegliedert, die schwach chitinisirt und höchstens durch eine präsegmentale Leiste versteift sind.

Auch der zehnte und elfte Segmentring sind stets deutlich in Bauch- und Rückenschruppe differenziert, aber die Form dieser Skelettelemente ist oft so wesentlich modifiziert, dass eine gesonderte Beschreibung geboten ist. So ist z. B. die zehnte Bauchschruppe von *Bombyx neustria* und *castrensis* (Tab. III) im Gegensatz zur entsprechenden Rückenschruppe sehr stark chitinisirt und in eine flache rechteckige Platte umgewandelt, deren postsegmentaler Rand scharf gezähnt und median halbkreisförmig ausgeschnitten ist. Eine auffallende Veränderung erfährt der Chitینگürtel des zehnten Segmentes bei *Cidaria montanata*, *Cid. fluctuata* und *Diastictis artesiana* (Tab. V). Bauch- und Rückenschruppe dieser



Textfig. 1.

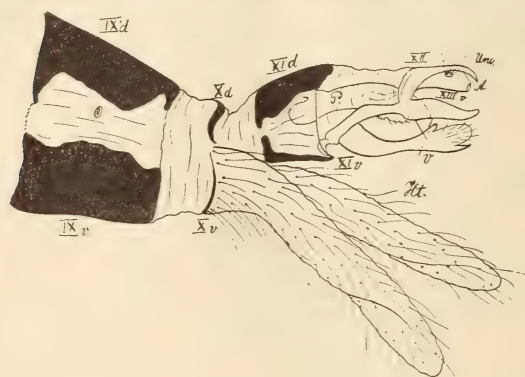
Die Gliederung des abdominalen Hautskelettes von *Butalis cuspidella*; Seitenansicht. Vergr. 12: 1. Th, Thorax; v, Bauchschruppen; d, Rückenschruppen; V, Valva; IV–XIII, Segmente.



Textfig. 2.

Hinterleibsende von *Butalis noricella*; Seitenansicht. Vergr. 20: 1. d, Rückenschruppe; v, Bauchschruppe; S, Stigma; P, Penis; V, Valva; IX–XIII, Segmente; Unc, Uncus.

Segmente sind zu ganz schwachen, schmalen Spangen reducirt (Textfigur 3 *Xr* und *d*), die am unverletzten Abdomen unter den voranliegenden Chitinringen völlig verborgen sind. Die Reduktion der Segmentwand steht in Zusammenhang mit der Ausbildung zweier mächtiger, fingerförmiger, ventral-lateraler Anhänge (Textfig. 3 *Ht*), die an der zwischen den Rudimenten des zehnten und dem elften Segmentringe ausgespannten weichen Haut hängen. Die Wand dieser Blindsäcke ist äußerst zart und dicht mit langen feinen Haaren besetzt. Die soeben beschriebene Form zeigen die fraglichen Gebilde jedoch nur während der Begattung, wenn sie, durch den intraabdominalen Druck geschwellt, weit über die Körperoberfläche vorragen. Für gewöhnlich liegen sie,



Textfig. 3.

Hinterleibsende von *Diastictis artesiiana*; Seitenansicht. Vergr. 12:1. *d*, After; *Ht*, ventrale Anhänge der Intersegmentalmembran X—XI; *α*, Rückenschuppen; *v*, Bauchschuppen; *P*, Penis; *V*, Valva; *Unc*, Uncus; IX—XIII, Segmente.

eng zusammengefoldet unter der Körperhaut verborgen, so dass nur die durch die Ruhestellung zu großen Büscheln zusammengedrängten Haare die Stelle ihres Ursprunges verrathen. Auch POLJANEC (13) beobachtete derartige »Haartaschen« bei *Cidaria ferrugata* und *Eupithecia silenata*. Irrthümlicherweise rechnet er die-

selben der Intersegmentalmembran zwischen der elften und zwölften Rückenschuppe (achten und neunten seiner Zählung) zu, offenbar durch die fast vollständig membranöse Beschaffenheit der ventralen Hälfte des elften Segmentrings getäuscht. Aber wie die Abbildung des Hinterleibsendes von *Diastictis artesiiana* (Textfig. 3) deutlich erkennen lässt, gehören diese »Haartaschen« unzweifelhaft der Intersegmentalmembran zwischen dem zehnten und elften Sternit an. Über ihre morphologische und physiologische Bedeutung ist nichts bekannt.

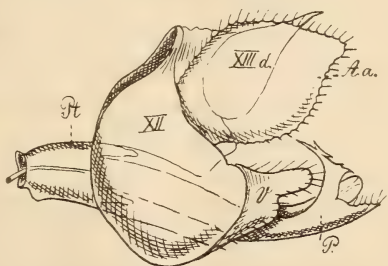
Häufiger als der zehnte erleidet der elfte Segmentring, meistens in seiner ventralen Hälfte, tiefgreifende Modifikationen als Träger verschieden gestalteter Anhänge. Bei *Bombyx neustria* und *castrensis* (Tab. III) ist die elfte Bauchschuppe in ein kleines, hufeisenförmiges Chitinstück umgewandelt, dessen Schenkel anal in zwei

lange spitze Fortsätze verlängert sind, während der anal-laterale Rand der stark ventral gebogenen Rückenschuppe jederseits zwei ungleich lange gekrümmte Haken trägt. Auch den postsegmentalen medianen Rand der stark chitinisirten elften Bauchschuppe von *Lasiocampa potatoria* (Fig. 5 XIV) zieren zwei kräftige Haken. Die elfte Ventralplatte von *Harpyia vinula* (Tab. III) fällt als eine schmale, halbringförmige Spange auf, deren laterale Enden in frei vorragende, bedornete Fortsätze ausgezogen sind.

Mächtige Anhänge der elften Bauchschuppe wurden von STICHEL (6) und POLJANEC (13) unter dem Namen »Rami« bei neotropischen Lepidopteren (*Catonephele numilia*, *Ageronia februa*, *Callicore anna*, *Didonis biblio*, *Eunica pomona*) beschrieben. Dieselben sitzen den postsegmentalen lateralen Ecken der verhältnismäßig kleinen Bauchschuppe in Gestalt langer, gerader oder dorsal gebogener, behaarter Stäbe an, die von POLJANEC ohne jeglichen Grund als Homologa der Gonapophysen des elften Segmentes im weiblichen Geschlechte gedeutet werden.

Platte, flügelartige Anhänge der lateralen Wand des elften Segmentes beobachten wir bei *Hyponomeuta cognatella* (Tab. VIII).

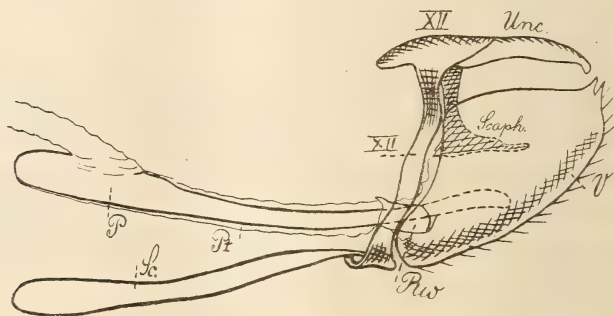
Eben so wie bei den Trichopteren treten auch bei den Lepidopteren das 12. und 13. Segment in engste Beziehungen zu den Geschlechtsanhängen und werden dieser Funktion entsprechend umgebildet. Auch bei den Schmetterlingen chitinisirt die Wand des zwölften Segmentes stets viel stärker als an den voranliegenden Skelettheilen, aber ihre Form und Gliederung unterliegt weit größeren Schwankungen als bei den Trichopteren. Bei sämtlichen *Rhopalocera* (Tab. I), vielen *Sphinxes* (Tab. II), *Bombyces* (Tab. III), *Noctuae* (Tab. IV), *Geometrae* (Tabelle V), *Pyrallidina* (Tab. VI), *Tineina* (Tab. VIII) und allen *Micropteryginen* (Taf. IX) umgürtet die Cuticula ähnlich wie bei den Trichopteren das zwölfte Segment als ein allseitig geschlossener, einheitlicher Ring. Aber während derselbe bei Trichopteren (Textfig. 4, XII) in der Regel ventral-lateral sehr breit, dorsal dagegen schmal spangenartig entwickelt ist, besitzt er bei den Lepidopteren



Textfig. 4.

Geschlechtsapparat von *Anabolia laevis* (Trichopteren),
Seitenansicht. Vergr. 40:1. A.a., Appendices anales;
P, Penis; Pt, Penistasche; V, Valva;
XIII d., Afterfortsatz.

keine gleichförmige Gestalt. Ein gleichmäßig breiter zwölfter Segmentring (Figg. 8 und 9 *XII*) kennzeichnet sämtliche *Micropteryginen* im Gegensatz zu manchen *Bombyces*, *Noctuae* und *Geometrae*, bei denen die Wand des zwölften Segmentes einen schmalen Reifen darstellt (Tab. III—V). In den weitaus meisten Fällen (*Rhopalocera* Tab. I, *Sphinges* Tab. II, *Pyrallidina* Tab. VI, *Tineina* Tab. VIII) jedoch ist der Ring dorsal mächtiger entfaltet als ventral und lateral (Textfig. 5 *XII*). Dadurch sieht er einem Siegelringe nicht unähnlich, dessen Siegelplatte dorsal liegt, wie KLINKHARDT (12) treffend bemerkt.



Textfig. 5.

Geschlechtsapparat von *Apatura Iris*, Seitenansicht. Vergr. 14:1. P, Penis; Pt, Penisasche
Ru, Ringwall; Sc, Saccus; Unc, Uncus; Scaph, Scaphium; V, Valva.

Bei vielen Schmetterlingen bleibt jedoch die Chitindecke des zwölften Segmentes nicht einheitlich, sondern zerfällt in eine dorsale und ventrale Hälfte, die lateral gelenkig mit einander verbunden sein können (Fig. 1 *XII*). Beispiele einer derartigen Differenzierung des zwölften Segmentringes finden wir in allen Lepidopteren-Gruppen mit Ausnahme der *Rhopalocera*. Die Ausbildung beider Segmenthälften ist eine verschiedene. Während meistens die Rückenschuppe an Breite die Bauchschuppe übertrifft, wächst bei manchen Species (Tab. VIII, *Nemophora*, *Adela*, *Nematois*) die Bauchschuppe zu einer großen, oral verlängerten Platte mit aufgebogenen lateralen Rändern aus.

Die ventral-mediane Partie des zwölften Chitinringes trägt einen, den Trichopteren stets fehlenden, für den Geschlechtsapparat der Lepidopteren aber äußerst charakteristischen Anhang, den Saccus (Fig. 1—7 *Sa*), eine dem Ansatz von Muskeln dienende Differenzierung der Intersegmentalmembran zwischen dem elften und zwölften Segmente, die in feste Verbindung mit dem zwölften Segmentringe tritt und in zweifacher Richtung ausgebildet sein kann. In

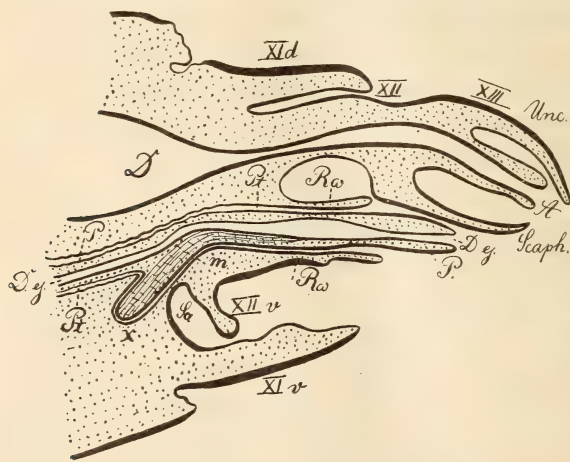
den weitaus meisten Fällen (Figg. 2, 3 *Sa*) stellt der Saccus eine unpaare, selten paarige (Tab. III *Spilosoma*, *Phalera*, Tab. V *Eugonia* u. a.), sekundäre Einstülpung der Intersegmentalmembran dar, die in Gestalt einer engen, stark chitinisirten Tasche mehr oder weniger weit oral in das Abdomen hineinreicht und deren dorsale Wand starr mit dem zwölften Segmentringe verwachsen ist (alle *Rhopalocera* Tab. I und *Sphinges* Tab. II, viele *Bombyces* Tab. III, *Noctuae* Tab. IV, *Geometrae* Tab. V, *Pyrilidina* Tab. VI, *Tortricina* Tab. VII).

Während bei den meisten der soeben aufgezählten Gruppen die an die ventrale Wand des Saccus grenzende Partie der Intersegmentalmembran vollkommen membranös bleibt, erhärtet dieselbe in vereinzelten Fällen zu einer schwach ausgehöhlten Platte. Vergleicht man z. B. den Saccus von *Apatura Iris* (Fig. 2 *Sa*) mit demjenigen von *Rhodocera rhamni* (Fig. 3 *Sa*), so erkennt man sehr deutlich, dass bei letzterem die ventral-mediane Zone der Intersegmentalmembran zu einer mit der ventralen Wand des Saccus verschmolzenen Zunge chitinisirt ist. Denkt man sich nun die oral vom zwölften Segmentringe gelegene sekundäre Einstülpung weggeschnitten, so erhält der Saccus die Form einer ventral am Kopulationsapparate hängenden Tasche, die in spezifisch wechselnder Entwicklung besonders charakteristisch für *Bombyx*- und *Lasiocampa*-Arten ist, ohne jedoch anderen Gattungen und Familien gänzlich zu fehlen (vgl. Tab. X *Pterophorinen*). Ich habe auf der Taf. XXIX einige typische Beispiele dieser Saccusform abgebildet (Figg. 4, 5 und 6 *Sa*), die ich kurz erläutern will. Während der Saccus bei *Lasiocampa ilicifolia* (Fig. 4 *Sa*) als eine kapuzenförmig gehöhlte Tasche von geringer Ausdehnung und ohne sekundäre Differenzirungen auffällt, beobachten wir bei *Lasiocampa potatoria* (Fig. 5 *Sa*), *Lasiocampa pini* (Tab. III), *Bombyx rubi* (Fig. 6 *Sa*), *neustria* und *castrensis* (Tab. III) eine außerordentlich starke Erweiterung der ventral-medialen Partie der Intersegmentalmembran. Dadurch entsteht unterhalb des Geschlechtsapparates eine weite, vielfach (*Bombyx rubi*) sekundär gekammerte Höhle mit stark chitinisirter Wand, deren postsegmentaler medianer Rand spezifisch verschieden gestaltete, stab- oder hakenförmige Anhänge trägt (Figg. 5 und 6 *Saf*). Durch diese enorme Erweiterung des Saccus wird das Gesamtbild des Begattungsapparates wesentlich verändert, zumal, wie ich später schildern werde, auch andere Theile des Kopulationsorgans durchgreifende Modifikationen erfahren.

Vollständig fehlt der Saccus, wie aus den Tabellen ersichtlich, nur sehr selten (*Agria tau* Tab. III, *Lythria purpuraria* Tab. V, *Odontia*

dentalis Tab. VI, *Teras hastiana* Tab. VII, *Euplocamus*, *Nemophora*, *Adela*, *Nematois*, *Chaulodius* Tab. VIII, *Micropterygina* Tab. IX.

Auch das Aftersegment (XIII) bildet einen integrierenden Bestandtheil des Kopulationsapparates der Lepidopteren und ist dementsprechend modificirt. Dorsal und ventral wird der After in der Regel von meist hakenförmigen Anhängen überragt, dem dorsalen Uncus und dem ventralen Scaphium. Nach dem Vorgange von PEYTOUREAU (8) deutete man diese Stücke bisher stets als Rücken- und Bauchschuppe des 13. Segmentes. Diese Deutung ist jedoch nicht richtig. Um die Theile, welche am ausgebildeten Insekte das Aftersegment repräsentiren, morphologisch würdigen zu können, müssen wir die Umbildung des 13. Segmentes während der Puppenzeit studiren, dabei zeigt es sich, dass Uncus und Scaphium nur sekundäre Anhänge sind, die von der dorsalen resp. ventralen Basis des konischen Afterkegels vorwachsen. Ein Längsschnitt durch das Hinterleibsende eines älteren Puppenstadiums von *Paraponyx stratiotaria* (Textfig. 6) giebt uns darüber ohne Weiteres sicheren



Textfig. 6.

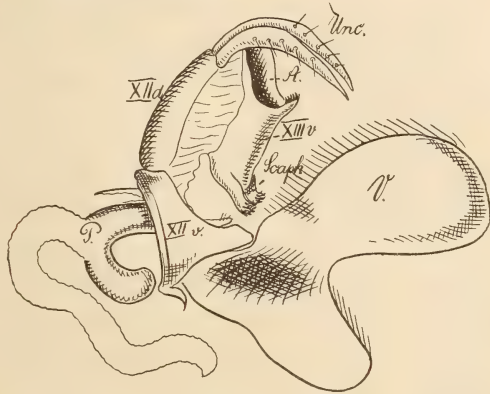
Medianer Längsschnitt durch das Hinterleibsende eines männlichen *Paraponyx stratiotaria*. Vergr. 40 : 1. A, After; D, Enddarm; D.ej, Ductus ejaculatorius; d, Rückenschuppe; m, Musc. retract. Duct. ejac.; P, Penis; Pt, Pénisttasche; Rw, Ringwall; Sa, Sacculus; Scaph, Scaphium; Unc, Uncus; v, Bauchschuppe; XI—XIII, Segmente.

Aufschluss. Wir müssen also auch am fertigen Apparate scharf unterscheiden zwischen der Segmentwand und ihren Anhängen. Nachdem ich dies erkannt hatte, habe ich meine Präparate eingehend daraufhin durchgesehen, in wie weit wir in jedem einzelnen Falle die den After überdachenden Chititheile als Hautskelettelemente

oder als Anhänge bezeichnen dürfen. Dabei habe ich Folgendes gefunden. Von der Wand des kegelförmigen Aftersegmentes erkennen wir am fertigen Apparate sehr wenig, da dieselbe meistens vollkommen membranös bleibt und eingezogen unter dem zwölften Segmente verborgen liegt. Ragt der Afterkegel frei vor, so ist

meistens die ventrale Wand stärker chitinisirt (*Hadena*, *Habryntis*, *Nonagria* Tab. IV; *Lithostege*, *Lygris*, *Cidaria* Tab. V), seltener die dorsale (*Scoliopteryx*, *Heliotis*, *Catocala*, *Euclidia* Tab. IV). An der Ventralseite des Afterkegels fehlen in diesen Fällen sekundäre Anhänge (Scaphium) fast immer. Nur bei *Psecadia pusiella* (Textfig. 7) fallen an der Basis der stark chitinisirten 13. Bauchschuppe (Textfigur 7 *XIIIv*) zwei kurze gezähnelte Fortsätze auf, die das Scaphium repräsentiren und sehr deutlich die topographischen Beziehungen desselben zur Bauchschuppe erkennen lassen.

Während das Aftersegment selbst in Folge seiner membranösen Beschaffenheit meistens vollständig entzogen ist, sind Uncus und Scaphium in der Regel mächtig entfaltet. Der Uncus, für gewöhnlich unpaar, überragt als längerer oder kürzerer, ventral gebogener Haken den After. An Stelle des unpaaren Hakens treten mehrere nach Form und Zahl verschiedene Fortsätze auf bei *Thecla spini*, *Polyommatus dorilis*, *Melanargia galathea*, *Erebia cassiope*, *Satyrus semele*, *Pararge maera* (Tab. I). Dagegen fehlt das Scaphium sehr oft (viele *Rhopalocera* Tab. I, *Bombyces* Tab. III, *Noctuae* Tab. IV, *Micropteryginen* Tab. IX, *Pterophorinen* Tab. X). Ist es vorhanden, so bildet es paarige oder unpaare, gerade oder gebogene Fortsätze, die häufig durch spangenartig chitinisirte basale Zonen der Segmentwand mit der Basis des Uncus artikuliren können (*Geometrae* Tab. V, *Pyralidina* Tab. VI, *Tortricina* Tab. VII).



Textfig. 7.

Geschlechtsapparat von *Psecadia pusiella*, Seitenansicht. Vergrößerung 20:1. A, After; a, Rückenschuppe; P, Penis; Scaph. Scaphium; Unc, Uncus; v, Bauchschuppe; V, Valva; XII, XIII, Segmente.

Wie ich in einer früheren Untersuchung (11 b) geschildert habe, ist auch bei den Trichopteren das Aftersegment dorsal in ähnlicher Weise geschützt, wie bei den Lepidopteren. Aber die paarigen oder unpaaren Afterfortsätze der Trichopteren besitzen eine ganz andere morphologische Bedeutung als der Uncus der Schmetterlinge, da sie nicht als basale Auswüchse, sondern durch Verlängerung des post-

segmentalen Randes der stark chitinisirten 13. Rückenschuppe über den After hinaus entstehen.

Große, von der lateralen Wand des Aftersegmentes entspringende Appendices anales, die den Trichopteren fast ausnahmslos zukommen, kennen wir bei Lepidopteren nicht; ob man winzige behaarte Würzchen, die dem Afterkegel einiger Spinner (Tab. V) lateral-dorsal ansitzen (Textfig. 3), den Appendices der Trichopteren vergleichen darf, lasse ich dahingestellt.

Innerhalb des zwölften Segmentringes und ventral vom Aftersegmente, innig mit diesen Hautskelettelementen verbunden, liegen die Geschlechtsanhänge, deren Form und Chitinisirung ich in gedrängter Kürze schildern will, nachdem ich den Bauplan derselben skizzirt habe.

Die Anordnung der Komponenten des Kopulationsapparates ist genau die gleiche wie bei den Trichopteren. Betrachtet man das Abdomen nicht von der Seite, sondern von hinten⁴ so sieht man ventral vom Aftersegmente in eine von dem postsegmentalen Rande des zwölften Segmentringes und der ventralen Afterlippe sich tief in das Abdomen einsenkende Tasche, die Penistasche, hinein, aus deren Tiefe der Penis generell in Form eines fingerförmigen Zapfens hervorragt, während ihrem lateralen Rande mächtige Klammerorgane, die Valvae, ansitzen.

Die Übereinstimmung im Bauplane bedingt jedoch keine konforme Ausbildung der einzelnen Theile des Kopulationsapparates der Trichopteren und Lepidopteren; diese ist vielmehr in beiden Insektengruppen eine total verschiedene und unterliegt auch bei den Lepidopteren ungeheuer großen spezifischen Schwankungen. Da es nicht im Interesse meiner Untersuchung liegt, diese Formvarianten genau zu beschreiben, beschränke ich mich an der Hand der Tabellen und einiger Figuren auch hier auf eine zusammenfassende Darstellung.

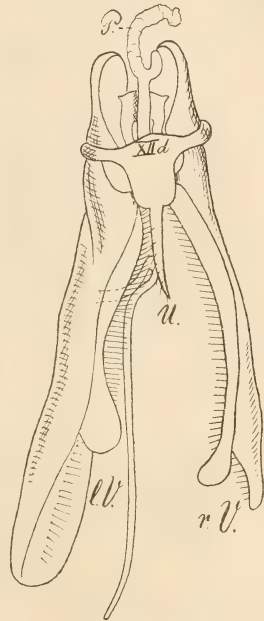
A. Die Valvae.

(Lateralklappen, Genitalklappen, Parameren.)

Im Gegensatz zu den Trichopteren sind die Valvae der Lepidopteren stets beweglich mit dem postsegmentalen Rande des zwölften Segmentringes verbunden als mächtig entwickelte Anhänge (Figg. 1, 2, 3 V) von außerordentlich wechselnder Skulptur, deren mediale konkave Fläche in der mannigfachsten Weise mit Zähnen, Borsten und Widerhaken zum Festhalten des Weibchens besetzt ist. Die Basis des oft stark verdickten dorsalen Randes tritt sehr häufig mit

spangenartig chitinisirten Zonen der angrenzenden Penistaschenwand in feste Verbindung. Dadurch werden mehr oder weniger lange und kräftige Muskelfortsätze geschaffen, die den Penis dorsal halbringförmig umgreifen und median zu einer einheitlichen Spange zusammenfließen können (*Deilephila euphorbiae*, *Smerinthus ocellata* und *populi*, *Macroglossa stellatarum* Tab. II; *Calligenia miniata* Tab. III und andere mehr). (Bei den Trichopteren konvergieren die mediobasalen Muskelfortsätze stets ventral vom Penis.) Bisweilen bildet sich an der dorsobasalen Ecke jeder Valva ein kleiner Gelenkkopf aus, der an der Gelenkstelle des zwölften Segmentringes artikuliert (*Pyralidina* Tab. VI u. a.).

Nicht immer erreichen die Valvae die eben beschriebene Form und Größe, sondern bleiben klein und unscheinbar, so dass sie als Klammerorgane wenig in Betracht kommen. Außerordentlich winzig sind dieselben bei *Micropteryx Sparmannella* (Tab. IX) und *fastuosella* (Fig. 8 V) und sitzen als medial stark beborstete Plättchen dem postsegmentalen Rande des breiten zwölften Segmentringes an. Auch bei *Adela Degeerella* und *Nematois Latreillelus* (Tab. VII) finden wir kurze, konische Valvae am anal-lateralen Rande der großen Bauchschuppe. Auffallend ist ferner die sehr schwache Entwicklung der Valvae bei jenen *Bombyx*- und *Lasiocampa*-Arten, die durch einen stark aufgeblähten und chitinisirten Saccus ausgezeichnet sind, wie *Lasiocampa potatoria* (Fig. 5 V), *pini* (Tab. III), *Bombyx rubi* (Fig. 6 V), *neustria*, *castrensis* und *lanestris* (Tab. III). Unzweifelhaft besteht bei diesen Species eine innige Korrelation zwischen den Valvae und dem Saccus, die noch auffallender wird, wenn man andere Formen zum Vergleiche heranzieht. Dann sieht man sehr deutlich, dass die Valvae sich um so stärker entfalten, je kleiner der Saccus ist. Während z. B. im Geschlechtsapparate von *Bombyx crataegi* (Tab. III) sehr große, normal gebaute Valvae mit einem winzig kleinen Saccus vereinigt sind, besitzt *Lasiocampa ilicifolia* (Fig. 4) eine mäßig weite Intersegmentaltasche (*Sa*), aber relativ niedrige Valvae (*V*), die bei



Textfig. 8.

Geschlechtsapparat von *Acipitila xanthodactyla*, Dorsalansicht, Vergrößerung 20:1. XIIa, zwölfte Rückenschuppe; P, Penis; U, Uncus; l.V., linke Valva; r.V., rechte Valva.

Bombyx neustria und *castrensis* mit sehr weitem Saccus zu niedrigen Zäpfchen zusammenschrumpfen.

Bei den meisten Lepidopteren nach Form und Größe vollkommen symmetrisch gebaut, unterliegen die Valvae mancher Pterophorinen (*Leioptilus Inulae*, *Aciptila xanthodactyla* Tab. X) einer mehr oder weniger weit gehenden Asymmetrie, indem die rechte Valva bedeutend kleiner und einfacher gebaut ist als die linke. Besonders deutlich sieht man dies bei *Aciptila xanthodactyla* (Textfig. 8 V), wo die größere linke Valva durch einen langen medialen Fortsatz ausgezeichnet ist, der der rechten vollständig fehlt. Auch bei *Nisoniades tages* beschreibt POLJANEC asymmetrische Valvae.

Auffallend ist schließlich auch die theilweise Verwachsung der ventralen Valvaränder bei einzelnen Butaliden, derart, dass an der Basis ein Spalt frei bleibt, durch den der Penis hindurchtreten kann. Zur Sicherung der Führung stehen bei *Butalis noricella* (Tab. VIII) anal von dem Durchtrittsloche für den Penis auf der Verwachsungsnaht der Valvae zwei starke Höcker.

Während die Valvae als die einer oberflächlichen Betrachtung am leichtesten zugänglichen Theile des Geschlechtsapparates auch von meinen Vorgängern relativ gut beschrieben worden sind, herrschen über Penistasche und Penis durchaus irrige Vorstellungen.

B. Die Penistasche.

Nur von den wenigsten Autoren ist eine Tasche, in welcher der Penis steckt, gesehen worden. Erst STITZ und POLJANEC erwähnen eine den Penis umgebende Hülle (Penisscheide nach POLJANEC), aber Form und Ausdehnung derselben sind auch von ihnen nicht genauer beschrieben worden. Die Penistasche besitzt generell die Gestalt eines größtentheils sehr zartwandigen Trichters, an dem wir, wie bei manchen Trichopteren (Limnophiliden), zwei Abschnitte unterscheiden können (Textfig. 9 a, b, Pt). Die an die mediale Basis der Valvae und das Aftersegment sich anschließende Randzone stellt eine weite, mehr oder weniger tief gehöhlte Mulde dar (Textfig. 9 Pt₁), deren centraler Bezirk sich in Form eines engen Schlauches tief in das Abdomen einsenkt (Textfig. 9 Pt₂).

Während die Grundform des Trichters stets erhalten bleibt, wird die Verbindung beider Taschenabschnitte mit einander in verschiedener Weise hergestellt, je nachdem der schlauchförmige, orale Theil gegen die Randzone scharf abgesetzt ist oder unter successiver Erweiterung in dieselbe übergeht.

Wenn die Penistasche sich nach der Tiefe zu ganz allmählich verengert, bis sie schließlich einen dem Penis eng anliegenden Schlauch bildet (Textfig. 9 a, *Pt*), bleibt die Übergangszone des weiteren analen in den schlauchförmigen oralen Taschenabschnitt größtentheils membranös mit Ausnahme einer schmäleren oder breiteren ventral-medianen Partie, die in Gestalt einer Spange stark chitinisirt (Textfig. 9 a, *St*, Fig. 5 *St*; *Colias hiale* Tab. I, *Lasiocampa potatoria*, *Harpinia vinula* u. a.

Bombyces Tabelle

III, *Tortricina* a

Tab. VII, *Butalis*

Tab. VIII, manche

Pterophorina Ta-

belle X). Da das

ventrale Ende

dieser Spange be-

weglich auf der

Basis der Valvae

ruht, während das

dorsale mit der

basalen Hälfte

des Penisend-

stückes (Textfig.

9 a, *Pt*) fest ver-

wachsen ist, wird

eine feste Stütze

für das in Ruhe

befindliche Be-

gattungsglied ge-

schaffen, dessen

hebelartige Bewegung den Penis bei der Begattung über den Taschen-

rand hinauschiebt.

Bei den meisten Lepidopteren erfolgt jedoch die Verengung

der Penistasche nicht allmählich, sondern ganz plötzlich, indem sich

die centrale Partie der flachen Randzone unter schroffem Abfall unver-

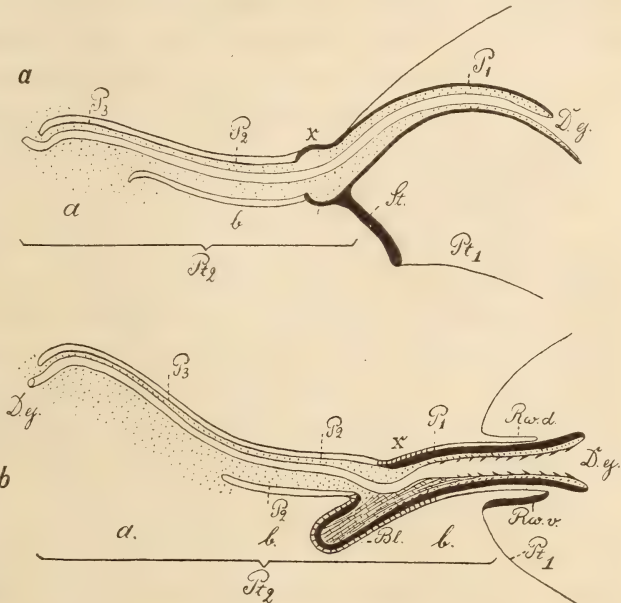
mittelt als enger Schlauch einsenkt. Die Grenze beider Abschnitte

wird noch dadurch schärfer markirt, dass, wie auch STITZ (10)

angiebt, der Rand des engen Taschengrundes sich in Gestalt einer

ringwallartig den Penis umziehenden Hautduplikatur erhebt

(Textfig. 9 b, *Rw*). Die Wand des Ringwalles besteht aus zwei



Textfig. 9 a und b.

Schematische Längsschnitte durch Penis und Penistasche. a, b, Abschnitte der Penistasche (*Pt*); *Bl*, Blindsack; *D.ej.*, Ductus ejaculatorius; *P1*, *P2*, *P3*, Abschnitte des Penis; *Rwd*, dorsale, *Rvw*, ventrale Wand des Ringwalles; *St*, ventral-mediane Stützspange des Penis; *x*, Verwachsungszone des Penis und Penistasche (in b auch schraffirt).

Lamellen, einer inneren, die dem Penis anliegt und direkt in den engeren Taschenabschnitt übergeht, und einer äußeren, deren Basis mit der Wand der weiten Randzone zusammenhängt (Textfig. 9 b).

Während die innere Lamelle, wie überhaupt der größere Theil der Taschenwand, meistens membranös bleibt, chitinisirt die äußere Lamelle in specifisch verschiedener Ausdehnung sehr stark. Dadurch kommen ganz verschiedenartige Gebilde zu Stande, die sich bei genauer Analyse mit Leichtigkeit auf die Grundform des kegelförmigen Ringwalles zurückführen lassen und lediglich dazu dienen, eine sichere Führung des Penis bei der Begattung zu ermöglichen. POLJANEC (13) bezeichnet diese oft recht complicirt gebauten Differenzirungen der Taschenwand als »Penisarmatur«, ohne sich über ihre morphologische Bedeutung wirklich klar zu sein.

Im einfachsten Falle chitinisirt die äußere Lamelle des Ringwalles allseitig gleich stark, so dass ein starrer, mehr oder weniger hoher Kegel entsteht (Fig. 3 *Rw*), aus dessen kraterförmiger Mündung die Penisspitze hervorragt (*Rhodocera rhamni* Tab. I, *Carterocephalus palaemon* Tab. I, *Zygaena filipendula* Tab. II, *Micropteryx calthella* Tab. IX und viele andere). Die äußere Oberfläche dieses Kegels ist nicht immer glatt, wie bei *Rhodocera* (Fig. 3 *Rw*), sondern oft, eben so wie die innere Lamelle, besonders dorsal mit dicht gestellten Zähnen und Dornen besetzt (*Zygaena* Tab. II, *Crateronyx* Tab. III, *Heliotis* Tab. IV u. a.). Vielfach legt sich, wie dies auch STITZ (10) für *Aglossa* und *Hydrocampa* angiebt, die anal vorgezogene dorsale Hälfte des Ringwalles deckelartig vor die Penismündung (*Catachysta lemnata* Tab. VI).

Bei den meisten Lepidopteren erfolgt jedoch die Chitinisirung der äußeren Kegelwand nicht allseitig gleichmäßig, sondern dorsal und ventral verschieden stark. Fast immer chitinisirt dann die ventral-laterale Hälfte sehr stark, während die dorsale membranös bleibt und durch Zähnen- oder Dornen-Besatz ausgezeichnet ist (Fig. 7 *Rw*). Fehlen derartige Differenzirungen, so fällt in Macerationspräparaten hauptsächlich die stark chitinisirte ventrale Wand in Gestalt einer Rinne auf, da sich die membranöse obere Hälfte der Beobachtung entzieht. Aus dieser scheinbaren kann dadurch eine wirkliche Rinne entstehen, dass die dorsale Hälfte des Ringwalles stark reducirt resp. überhaupt nicht angelegt wird (*Apatura* Fig. 2 *Rw*). KLINKHARDT (12) bezeichnet diese Rinne als »Basalfalte«, STICHEL (6) als »Sella«.

Diese einfachen Formvarianten des Ringwalles können nun

sekundär außerordentlich complicirt werden, indem an verschiedenen Stellen paarige oder unpaare Fortsätze auftreten. Besonders den Geometrae (Tab. V) sind derartige Anhänge in mannigfachster Form eigenthümlich. Bei den von mir untersuchten *Cidaria*-Arten (Fig. 7 *Rw*) fällt ein langer, ventral gebogener und am Ende beborsteter Fortsatz auf, der etwa von der Mitte der ventralen Kegelwand seinen Ursprung nimmt, während bei *Biston*, *Eugonia*, *Boarmia* (Tab. V) *Semioscopis*, *Topeutis* (Tab. VIII), *Leioptilus* und *Aciptila* (Tab. X) der anale Rand der ventralen Rinne in zwei lange, specifisch geformte Stäbe ausgezogen ist.

POLJANEC (13) beschreibt derartige sekundäre Anhänge des Ringwalles bei *Polyommatus hippothoe*, *Pygaera pigra* und *Psodos coracina* unter dem Namen »innere Valvae«, wodurch eine grundfalsche Vorstellung von der morphologischen Bedeutung derselben erweckt wird, da diese sekundären Fortsätze des Ringwalles keine Beziehungen zu den Valvae haben. Valvae internae, die z. B. für die Hymenopteren (11a) typisch sind, kommen den Lepidopteren nicht zu.

Der lateralen Wand des Kegels resp. der Rinne sitzen bei *Cidaria* (Fig. 7 *Rw*), *Diastictis*, *Pempelia*, *Eucarphia*, *Myelois* u. a. niedrige, behaarte Warzen und Höcker auf, die eben so wie die ventralen und analen Anhänge lediglich den Werth sekundärer Auswüchse haben.

C. Der Penis.

In dem engen, schlauchförmigen Abschnitte der Penistasche, mehr oder weniger vollständig in demselben geborgen, steckt der Penis. Sämmtliche Autoren beschreiben denselben als einen, oral meistens blind geschlossenen, längeren oder kürzeren, geraden oder gebogenen Chitincyliner, in den der Ductus ejaculatorius in der Regel dorsal eintritt. Diese Beschreibung ist durchaus unzutreffend, denn das, was die Autoren als Penis deuteten, ist in Wirklichkeit nur ein kleiner, analer, allerdings besonders auffallender Theil desselben und der angebliche Ductus ejaculatorius, der niemals in die dorsale Wand des Penis einmündet, besteht aus Penistasche, Penis und Ductus ejaculatorius. Der Penis ist also bedeutend länger, als man bisher glaubte, und besitzt generell die Form eines langen Chitinschlauches, dem die Penistasche ziemlich eng anliegt. Schon bei oberflächlicher Betrachtung können wir nach der Stärke der Chitinablagerung zwei Abschnitte an demselben unterscheiden, nämlich einen membranösen oralen Theil (Textfig. 9 $P_2 + P_3$) und ein stark

chitinisirtes Endstück (Textfig. 9 P_1). Untersucht man das Organ nicht bloß in toto, sondern auch auf Quer- und Längsschnitten, so erkennt man, dass der orale Theil des Begattungsgliedes nicht in seiner ganzen Ausdehnung die Gestalt eines Schlauches besitzt (Fig. 10 b , P), sondern in seiner vordersten Hälfte eine ventral offene Rinne bildet (Fig. 10 a , P , Textfig. 9 P_3). Wie ich im zweiten Theil dieser Untersuchung nachweisen werde, stellt das rinnenförmige oralste Stück des Penis nichts Anderes dar, als die Basis desselben, die durch einseitiges Auswachsen der lateral-basalen Wand des primitiven Peniszapfens die Form einer langgestreckten Rinne erhält. Natürlich besitzt auch die Penistasche in dieser Region des Begattungsgliedes einen rinnenförmigen Querschnitt (Fig. 10 a , Pt), da sie sich dem Penis genau anschmiegt.

Die Länge des stark chitinisirten Endstückes und des membranösen oralen Theiles ist bei den einzelnen Species sehr verschieden. In der Regel schließt sich an einen langen Basaltheil ein kurzes Endstück und umgekehrt. Auffallender jedoch als die wechselnde Länge beider Abschnitte ist die Form des Endstückes, die selbst bei nahestehenden Arten großen specifischen Schwankungen unterliegt. Bald beobachten wir dasselbe als langes und enges, bald als kurzes und weites, theils gerades, theils mehr oder weniger stark gebogenes Rohr, dessen distales Ende spitz ausgezogen oder kelchartig erweitert sein kann. Bei *Bombyx*- und *Lasiocampa*-Arten mit weitem Saccus und kleinen Valvae (Figg. 4 und 6 P) ist der ventrale Mündungsrand lang vorgezogen und bildet eine ventral herunterhängende, stark chitinisirte Zunge.

Fast immer ist die ventrale Basis des Endstückes sekundär ausgesackt in Gestalt eines starrwandigen, längeren oder kürzeren Blindsackes (Textfig. 9 b , Bl ; Figg. 1, 2 und 7 Bl), der den Retractor des vorstülpbaren Ductus ejaculatorius birgt. Auch seine äußere Fläche dient starken Muskeln zum Ansatz. Diese sekundäre Aussackung des Penisendstückes wurde von den bisherigen Beobachtern als blindgeschlossene Basis des Penis angesehen und verleitete dazu, von einer dorsalen Einmündung des Ductus ejaculatorius in den Penis zu sprechen, indem man den dorsal vom Blindsack am Penis hängenden membranösen Strang fälschlich als Ductus ejaculatorius deutete.

In der Umgebung des Blindsackes ist der Penis fest mit der Penistasche verwachsen (Textfig. 9 x), während er vor und hinter dieser Stelle frei in der Tasche liegt. Offenbar wird dadurch eine Hemmungsvorrichtung geschaffen, die nach der Begattung ein zu weites Zurückziehen des Penis verhindert.

Während der membranöse Basaltheil des Penis stets vollständig in dem Taschengrunde geborgen ist, ragt das Endstück auch in der Ruhelage bei den einzelnen Arten verschieden weit aus dem engen Taschenabschnitte hervor. Erhebt sich die Wand der Penistasche ringwallartig um den Penis, so steckt das meistens gerade Endstück mit Ausnahme seiner Spitze vollständig in dem engen Taschengrunde (Fig. 3), erweitert sich aber die Tasche gegen die Basis der Valvae ganz allmählich, dann liegt das Endstück fast ganz frei in der erweiterten Kammer und überragt als stark gebogenes Rohr den ventral-analen Rand der Valvae (Fig. 5 P_1).

Axial wird der Penis vom Ductus ejaculatorius durchzogen, der in seiner ganzen Ausdehnung von einer zarten Chitintapete ausgekleidet ist. Seinen Verlauf will ich bei *Parapoynx* kurz schildern. Nachdem er kurz vorher die Vasa deferentia aufgenommen hat, tritt er in das äußerste Ende der rinnenförmigen Penisbasis ein (Fig. 1 *Vas D. ej*). Am Boden derselben hinziehend und ventral von starken, sich durch die Rinnenöffnung hereindrängenden Muskelmassen bedeckt (Fig. 10 *a, m*) verläuft der Ductus ejaculatorius als enger Kanal nach hinten (Fig. 10 *a, D. ej*). Innerhalb des schlauchförmigen Basaltheiles rückt der Ductus ejaculatorius unter allmählichem Verluste der starken Muskulatur (Fig. 10 *b, D. ej*) von der Dorsalseite ab und mehr in die Mitte des Penisrohres, indem er sich nach und nach etwas erweitert. Nachdem der Ductus, oft unter vielfachen Biegungen in das cylinderförmige Penisendstück eingedrungen ist, wird sein Lumen gegen die Mündung zu immer weiter. Die Wand dieses Endabschnittes ist oft dicht gefaltet und mit Chitinzähnen, Borsten oder Dornen reichlich besetzt. Bei der Begattung treibt der intraabdominale Druck diesen Theil des Ductus mehr oder weniger weit über die Penisspitze vor, so dass er einen vorher nicht sichtbaren, kappenförmigen Aufsatz derselben bildet. HOFFMANN (7) bezeichnet diesen Abschnitt des Ductus ejaculatorius als »Praeputium«, CHOLODKOVSKY (3) als »Peniseichel«. Wie ich schon erwähnte, strahlt aus dem ventralen Blindsack des Penisendstückes ein kräftiger Muskel an den Ductus aus, der denselben nach dem Coitus wieder in den Penis zurückzieht.

Wenn ich hiermit die vergleichend-anatomische Untersuchung des fertigen Kopulationsapparates schließe, bin ich mir wohl bewusst, den Formenreichtum dieses Organs in keiner Weise erschöpft zu haben, so dass hier der Detailforschung noch ein weites Feld fruchtbarer Thätigkeit offen bleibt. Mir kam es hauptsächlich darauf an, einen

Einblick in den Bauplan der männlichen Geschlechtsanhänge als Grundlage für meine morphogenetischen Studien zu gewinnen. Es wäre daher vermessen, auf meine Befunde allgemeine systemkritische Betrachtungen zu gründen. Nur auf Folgendes möchte ich hinweisen:

Es ist auffallend, dass sich in der Ausbildung der einzelnen Theile des Kopulationsorgans eine Beschränkung bestimmter Charaktere oder Merkmalskomplexe auf einzelne Gruppen der Schmetterlinge, wie ich sie bei Trichopteren nachweisen konnte, nicht erkennen lässt, da ähnliche Formvarianten überall regellos wiederkehren. Vor allen Dingen ist daher eine Gruppierung der Schmetterlinge in Makro- und Mikrolepidopteren nach meinen Befunden am Geschlechtsapparate nicht berechtigt, denn weder in der Gliederung des Hautskelettes noch in der Form der Geschlechtsanhänge lassen sich Merkmale auffinden, die ausschließlich einer der beiden Gruppen eigen wären. Wenn z. B. STIRZ (10) die gelenkige Unterbrechung des zwölften Segmentringes als eine typische Eigenschaft der Mikrolepidopteren ansah, so entspricht das nicht den thatsächlichen Verhältnissen; der zwölfte Chitinring ist auch bei Mikrolepidopteren oft vollkommen geschlossen und bei vielen Makrolepidopteren deutlich gegliedert.

Mit den Trichopteren haben die Lepidopteren ohne Frage die allgemeine Stilistik des Geschlechtsapparates gemein, aber die Ausbildung seiner Komponenten ist in beiden Insektengruppen eine ganz verschiedene, wie aus der folgenden Zusammenstellung ersichtlich ist.

Trichoptera.

Lepidoptera.

Zehn Abdominalsegmente.

IVv fehlt.

XII

Stark chitinisirt.

Meistens ventral-lateral breiter, dorsal schmaler, einheitlicher Ring, selten ventraler Halbring. Saccus fehlt stets.

Verschieden gestaltet: allseitig schmal oder breit resp. ventral-lateral schmal, dorsal breit. Einheitlicher Ring, oder lateral gelenkig unterbrochen. Saccus meistens vorhanden.

XIII d

Stark chitinisirt, anal in paarige oder unpaare Afterfortsätze ausgezogen.

Selten stark chitinisirt, starke sekundäre, basale Fortsätze = Uncus.

Trichoptera.

Meistens membranös.

Große Appendices anales fehlen selten.

XIIIv

Penistasche.

1) Tief muldenförmig, mit Ausnahme der an die mediale Valvawand grenzenden Partie membranös, bei Sericostomatiden bisweilen um die Penisbasis ringwallartige Erhebung des Taschengrundes.

2) Trichterförmig, membranöse Randzone, scharf abgesetzter enger, oraler Abschnitt mit stark chitinisirter Wand, wenig über den präsegmentalen Rand von *XII* hinausreichend.

Lepidoptera.

Selten stark chitinisirt, sekundäre basale Fortsätze = Scaphium.

Appendices anales?

Trichterförmig, membranös,

1) Übergang der weiteren Randzone in den schlauchförmigen Taschengrund erfolgt allmählich, stark chitinisirte mit Penis fest verwachsene ventral-mediane Zone der Taschenwand.

2) Enger Grund scharf abgesetzt von der weiteren Randzone, ringwallartige Erhebung der Übergangszone beider Abschnitte, Ringwall mannigfach ausgebildet. Tasche stets tief in das Abdomen hineinreichend.

Penis.

1) Membranöser schwellb. Stamm, drei starke Endäste.

2) Starrer Basaltheil des Stammes und membranöser, schwellbarer Endabschnitt mit nach Zahl und Form verschiedenen Anhängen; frei beweglich in der Tasche.

Sehr lang, membranöser, oraler Abschnitt mit rinnenförmiger Basis, stark chitinisirtes Endstück, meistens mit ventralem Blindsack.

Endstück mit Penistasche basal verwachsen.

Ductus ejaculatorius.

Eng, reicht weit über die Basis des Penis ins Abdomen hinein, nicht schwellbar.

Eng, der im Endstück des Penis liegende Theil weit, mit Chitinzähnen etc., schwellbar, reicht wenig über Penisbasis hinaus.

Valvae.

1) Niedrig und unbeweglich den lateralen Rand der Penistasche umsäumend.

Stets beweglich:

1) Kleine, unscheinbare Gebilde.

Trichoptera.

Lepidoptera.

Valvae.

- | | |
|---|---|
| 2) Lang, beweglich, gegliedert oder ungegliedert, medio-basale Muskelfortsätze konvergiren ventral vom Penis. | 2) Mächtige, stets ungegliederte Anhänge, dorsobasale Muskelfortsätze konvergiren dorsal vom Penis. |
|---|---|

II. Die Entwicklung der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren.

Nachdem ich auf den vorhergehenden Seiten den Leser durch eine entzückend mannigfaltige Formenwelt zum Verständnisse des einheitlichen Bauplanes der Geschlechtsanhänge bei Lepidopteren geführt habe, kann ich jetzt der Frage nach ihrer morphogenetischen Bedeutung näher treten.

Ich bin nicht der Erste, der diesem Probleme nachgespürt hat. Schon im Jahre 1815 hat HEROLD (1) in seiner bewundernswerthen Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge einige Angaben über die Genese des männlichen Geschlechtsapparates von *Pieris brassicae* gemacht, die jedoch eben so wie die fragmentarischen Mittheilungen von SPICHARDT (4) und PEYTOUREAU (8) lediglich historisches Interesse besitzen.

HEROLD beschreibt die erste Anlage der Geschlechtsanhänge als ein kleines weißes Körperchen, welches mitten unter dem Mastdarm am Schleimnetze befestigt ist. Dasselbe nimmt bei der Puppe eine weiche, aufgelockerte Konsistenz an. Aus dieser Masse schießt später ein höchst zarter, fast durchsichtiger gebogener Fortsatz, der Ductus ejaculatorius, hervor, an dessen Anfangstheil die Enden der Ausführungsgänge der Hoden geheftet sind. An der Stelle, wo der Ductus ejaculatorius aus der aufgelockerten Masse hervorschoss, kommt ein zartes Bündel dicht neben einander liegender Fäserchen zum Vorschein, die in der Folge in eine Masse zusammenfließen und das männliche Zeugungsglied bilden, in welches dann das Ende des gemeinschaftlichen Samenganges unmittelbar übergeht. Allmählich wird das männliche Zeugungsglied kompakter und erhält sowohl durch seine sich weiter ausbildenden Muskeln als auch durch die an der Haut des Hinterleibes hängenden und sich mit dieser gleichzeitig ausbildenden Hilfswerkzeuge der männlichen Geschlechtstheile eine bestimmte Lage und Befestigung.

SPICHARDT's (4) Mittheilungen beschränken sich auf die Entwicklung des Penis und Ductus ejaculatorius von *Oenieria dispar*: »Beide legen sich erst in der Puppe an und sind rein ektodermalen Ursprungs. Unterhalb des Afterdarmes erfolgt eine flache ringförmige Einsenkung des äußeren Körperepithels, welche Anfangs noch unbedeutend ist, sich aber nach und nach mehr vertieft. Der äußere Rand zeigt zuerst einen beträchtlichen Durchmesser, welcher später dadurch vermindert wird, dass die Ränder sich einander etwas nähern. Im Grunde dieser Einsenkung ist eine concentrische Stelle nicht mit eingestülpt worden, sie erhebt sich als ein cylindrischer Höcker, der auch später, wenn sich die

Einsenkung nicht mehr vertieft hat, noch mit seiner äußersten Erhebung über die Ränder hervorragt. Dieses cylindrische Gebilde ist die erste Anlage des Penis. Vom äußersten hinteren Ende desselben ist eine zweite Einstülpung erfolgt. Während nun jene erste Einsenkung nur etwa bis zum Ende des letzten Körpersegmentes vordringt, vertieft sich diese nach und nach bis zum Grunde des vorletzten Segmentes. Die Einstülpung verbreitert sich allmählich in dorso-ventraler Richtung. Ist sie ungefähr bis zu der Stelle, bis zu welcher um die Penisanlage herum das Epithel sich eingesenkt hatte, erfolgt, so beginnt sie sich in zwei Theile zu gabeln, einen ventralen, aus welchem der eigentliche Penis hervorgeht, und einen dorsalen, den späteren Ductus ejaculatorius. Beide erstrecken sich ziemlich gleich weit ins Innere des Körpers, der letztere um ein Geringeres weiter als der erstere. Der Penis bildet die gerade Verlängerung seines äußeren zuerst angelegten Theils und endet am hinteren Ende blind geschlossen. Der Ductus ejaculatorius hingegen beschreibt eine schwache Krümmung nach der dorsalen Seite, verläuft dann parallel dem Penis und vereinigt sich mit den mittlerweile verschmolzenen Samenleitern.«

PEYTOUREAU 8) beschreibt einige ältere Stadien von *Bombyx mori*, welche die einzelnen Theile des Geschlechtsapparates bereits in ihrer endgültigen Anordnung erkennen lassen. Besonderes Gewicht legt Verf. auf die nicht zutreffende Feststellung, dass Uncus und Scaphium Rücken- und Bauchschuppe des 13. Segmentes seien.

Diesen, für morphologische Betrachtungen nicht verwertbaren Angaben reihen sich erst in jüngster Zeit ausführlichere ontogenetische Studien an. Im Jahre 1896 veröffentlichten VERNON und BISSON (9) Mittheilungen über die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge und der Nebendrüsen beim männlichen Geschlechtsapparate von *Bombyx mori*, in denen sie auch die Genese der Geschlechtsanhänge eingehend berücksichtigen. Leider erschweren der offenkundige Mangel morphologischen Verständnisses und die dadurch bedingte höchst unklare Darstellung die Lektüre der von haltlosen Spekulationen durchsetzten Untersuchung. Beide Autoren schildern die Entwicklung des Kopulationsapparates von *Bombyx mori* folgendermaßen:

Bei 2 bis 3 Tage alten Räumchen senkt sich genau in der ventralen Medianlinie aus der letzten Intersegmentalfalte eine kleine Hypodermiseinstülpung nach innen, welche sich am blinden Ende beutelartig erweitert und mit einer winzigen Öffnung nach außen mündet. In situ ähnelt diese Anlage, das HEROLD'sche Organ, einem kleinen Uterus, indem sich rechts und links dem Grunde der Tasche ein Strang mit kolbig verdicktem Ende anlegt, der bis zum Hoden zieht. Diese Endkolben schwellen zu weiten Blasen an. Dadurch wird ein Druck auf die Tasche ausgeübt, so dass dieselbe an den betreffenden Stellen dünner und von den nachdrängenden Endkolben der Hodenstränge geradezu vor sich her geschoben wird, bis der früher weite Grund der Tasche zu einer Spalte reducirt erscheint.

Zu derselben Zeit beginnt in den einzelnen Elementen der verschobenen Stellen eine außerordentliche Lebensthätigkeit sich zu äußern. Es wuchert ein Paar konischer Zapfen aus der Wand hervor, in die sehr bald tracheenreiches Zwischengewebe hineinwächst. Diese beiden ektodermalen Keime wachsen sehr rasch und hängen als lange, an der freien Spitze etwas verschmälerte Zapfen in den Hohlraum der Hauttasche hinein. Dabei hat sich auch der untere Theil, der Hals dieser letzteren, nicht unwesentlich erweitert, so dass die Übergangsöffnung zum äußeren Integument breit klapft. Gleich unter den ersten beschriebenen Zapfen tritt ein zweites Paar ektodermaler Keime auf, welches schnell anwächst und schließlich gleichfalls zapfenartig aus den Seitenwänden vorragt. Die Verfasser sind nicht im Stande zu entscheiden, ob es sich dabei um die Differenzirung einer einzigen von Anfang an breiteren Keimwucherung handelt oder ob das zweite Keimpaar erst nachträglich unterhalb des ersteren und unabhängig von demselben zur Entstehung gelangt. Thatsächlich erscheinen am Ende der Larvenperiode die Ausgangspunkte der zwei Keimanlagen oder Zapfenpaare vollständig von einander getrennt und die Zapfenpaare selbst wuchern nicht nur in einem verschiedenen Niveau der Hauttasche, so dass das zweite Paar der Mündungsöffnung näher steht als das erste, sondern sie liegen auch seitlich von einander verschoben.

Die Schilderung der weiteren Differenzirung der Genitalanlage bleibt selbst für den kundigen Beobachter absolut unverständlich.

Die Zapfen des oberen Paares verbreitern sich an ihrer Basis, wachsen einander an den Wänden entgegen, bis sie sich berühren und fließen schließlich zu einer ringförmigen Falte zusammen. Dasselbe wiederholt sich an den Zapfen des unteren Paares. So entstehen zwei konzentrische Schläuche, von denen der innere sich zum Penis formt und vom oberen Zapfenpaare abstammt; derselbe behält dauernd seine doppelte Wand. Der äußere Schlauch, der Vorhaut des Penis entsprechend, ist gleichfalls ursprünglich zweiblättrig, aber die zweite Lamelle verstreicht in Bälde gegen das allgemeine Integument, in das sie unmittelbar übergeht. Der blinde Grund der Tasche wächst zu einer längeren geknickten Röhre aus, das durch besonders starke Muskulatur ausgezeichnet ist.

Während diese Schilderung trotz ihrer Unklarheit wenigstens für die frühesten Entwicklungsstadien eine morphogenetische Übereinstimmung der Geschlechtsanhänge bei Lepidopteren und den früher von mir untersuchten Trichopteren vermuthen lässt, hat in jüngster

Zeit KLINKHARDT (12) einen von diesen Befunden wesentlich verschiedenen Entwicklungsgang des Kopulationsapparates von *Vanessa io* skizzirt.

Betrachtet man, so schreibt er, ein älteres Raupenstadium, so findet man in der ventralen Medianzone des zwölften Segmentes eine ganz enge taschenartige Einsenkung des Ektoderms, die Genitaltasche. Am Grunde dieser ziemlich schmalen, seitlich komprimierten Einbuchtung bemerkt man einen kurzen Zapfen. Untersucht man dann Puppenstadien, so sieht man, dass die Tasche sich tiefer eingebuchtet hat, während der Zapfen durch Wachsen in die Länge und in die Tiefe immer größer geworden ist. Während er so in das Taschenlumen vorgewachsen ist, hat sich das Ektoderm seiner vordersten Spitze gegen die Achse zu eingesenkt und ist schlauchartig in die Tiefe nach der Basis des Peniszapfens hin vorgedrungen, so dass letzterer bald von einem axialen, aus Ektoderm gebildeten Hohlkanal durchzogen wird, der das Penislumen darstellt. — Die Genitaltasche verliert allmählich ihre seitlich komprimierte Gestalt und weitet sich zu einer fast kugelförmigen Höhle aus, deren lateraler Rand dann vorwächst. So entstehen zwei seitliche Anhänge am lateralen Taschenrande, welche über die ventrale Körperwand vorspringen und als erste Anlage der Valvae zu deuten sind. Der Taschengrund aber, welcher zwischen der ventralen Wand des Peniszapfens und dem Vorderrande des zwölften Segmentes liegt, erhebt sich zu einer kleinen, den Penis hufeisenförmig umgreifenden Falte, die für die Basalfalte gehalten werden muss. Während der Saccus als schmale Einbuchtung am oralen Rande des zwölften Segmentes entsteht, entwickeln sich Uncus und Scaphium, welche für die chitinöse Rücken- und Bauchschuppe des 13. Segmentes zu halten sind, außerhalb und hinter der Genitaltasche am letzten Segmente und nehmen erst in späteren Stadien ihre charakteristische Gestalt an.

Ich habe zwar schon in einer früheren Untersuchung (11 a p. 233) auf Grund vergleichender Betrachtungen die Richtigkeit der KLINKHARDT'schen Angaben bezweifelt und darauf hingewiesen, dass dieselben zum mindesten unvollständig und an zu alten Entwicklungsstadien begonnen seien, aber nichtsdestoweniger stehen wir bezüglich der Frage nach der morphogenetischen Bedeutung der männlichen Geschlechtsanhänge bei Lepidopteren vor einem Dilemma, das nur durch eine erneute Untersuchung gelöst werden kann.

Nachdem ich den einheitlichen Bauplan des Kopulationsapparates festgestellt habe, genügt für die Entscheidung des fraglichen Problems

das genaue ontogenetische Studium einer Species. Da Puppen, deren Raupen an Landpflanzen leben, wegen ihres außerordentlich harten Chitins der technischen Verarbeitung unüberwindliche Schwierigkeiten entgegenstellen, ging mein Streben dahin, Entwicklungsstadien solcher Schmetterlinge zu erhalten, deren Raupen und Puppen im Wasser leben und eine äußerst zarte Cuticula besitzen. Dank der thatkräftigen Unterstützung durch Herrn Lehrer R. BECKER in Waren (Mecklenburg), der während eines ganzen Jahres, selbst bei schwierigen Eisverhältnissen, Material für mich sammelte und mir theils lebend, theils vorzüglich konservirt zuschickte, erhielt ich lückenlose Entwicklungsreihen von *Parapopynx stratiotaria*.

Die Raupen dieser zierlichen Mikrolepidoptere, welche eben so wie die Trichopteren durch Tracheenkiemen athmen, leben unter Wasser zwischen den zusammengespinnenen Blättern der aloearartigen Wasserschere (*Stratiotes aloides*). Auch die Verwandlung der Raupe in die luftathmende Puppe vollzieht sich unter Wasser in einem mit Luft gefüllten, der Blattwand fest angespinnenen Kokon, in dem die Puppe etwa 14 Tage ruht.

Die Genese des männlichen Geschlechtsapparates, die ich an Quer- und Längsschnittserien so wie an zahlreichen Konstruktionsmodellen verfolgte, geht folgendermaßen vor sich. Genau, wie bei den früher von mir untersuchten Hymenopteren und Trichopteren, werden auch bei *Parapopynx* die männlichen Genitalanhänge erst gegen Ende der Larvenperiode am Grunde einer ektodermalen Einsenkung der zwölften Bauchschuppe, der Genitaltasche, angelegt. Aber während diese Anlage bei Hymenopteren in Folge der weiten



Textfig. 10.

Medianer Längsschnitt durch die primitive Genitalanlage von *Parapopynx stratiotaria*. Vergr. 40:1. Gl. Genitaltasche; H, Hals der Tasche; Pz, Primitivzapfen; XI—XIII, Segmente.

Taschenöffnung schon dem freien Auge erkennbar ist, sieht man bei Lepidopteren so wenig, wie bei Trichopteren äußerlich etwas von der Genitalanlage, da dieselbe winzig klein und die Taschenöffnung außerordentlich

eng ist. An dünnen, gut geführten Längsschnitten durch das Hinterleibsende erkennt man jedoch, dass hart am postsegmentalen Rande der zwölften Bauchschuppe, genau in der Medianlinie, ein kleiner querovaler (0,08 mm breiter, 0,04 mm langer) Bezirk der Epidermis sich in Form eines engen Schlauches 0,5 mm tief unter die Haut einge-

senkt hat, dessen Blindende blasenartig erweitert ist (Textfig. 10 *Gt*). Die Genitaltasche besitzt also die Form einer bauchigen Flasche, an der wir, wie dies auch VERNON und BISSON bei *Bombyx mori* beobachteten, einen langen und engen Hals (Textfig. 10 *H*) und einen blasig aufgetriebenen Grund unterscheiden können.

Am Boden der Genitaltasche wuchert ein Paar kleiner, hohler Primitivzapfen (Textfig. 10 *Pz*), das den Grund derselben nahezu ausfüllt. Der oral-medialen Basis der Zapfen liegt jederseits, wie bei den Trichopteren, das kolbenförmig erweiterte Blindende der Vasa deferentia, die Anlage der Anhangsdrüsen an (Fig. 11 *Vd*). Schon frühzeitig erleiden die Primitivzapfen wichtige Veränderungen. Während durch das Größenwachsthum derselben der Taschengrund ausgeweitet wird, tritt an der medialen Wand der Primitivzapfen ein dorsoventral gerichteter Einschnitt auf, der die ursprünglich einfachen Wülste in je ein anal-laterales, die Anlagen der Valvae, und in je ein medial-orales Stück, die Pénisanlagen, theilt (Fig. 11 *V* und *P*).

Abgesehen von formalen Unterschieden erfolgt also die Anlage der männlichen Geschlechtsanhänge bei Hymenopteren, Trichopteren und Lepidopteren in völlig übereinstimmender Weise. Die Entwicklung eines einzigen Primitivzapfenpaares am Grunde einer dem postsegmentalen Rande der zwölften Bauchschuppe benachbarten Genitaltasche, die Spaltung dieser Zapfen in je ein laterales und mediales Stück und die Entstehung des Penis aus ursprünglich paarigen Höckern sind die gemeinsamen morphogenetischen Merkmale des Geschlechtsapparates in den drei Insektengruppen.

Die Angaben von VERNON und BISSON müssen also dahin berichtigt und ergänzt werden, dass die Genitaltasche der Lepidopteren zwar hart am postsegmentalen Rande der zwölften Bauchschuppe angelegt wird, aber wie die Abbildung des Konstruktionsmodelles in Fig. 11 deutlich zeigt, unzweifelhaft zum zwölften Segmente gehört und nicht intersegmentalen Ursprungs ist¹.

Ferner geht aus meiner Darstellung deutlich hervor, dass die auch von VERNON und BISSON am Ende der Larvenzeit gesehenen

¹ Da übrigens die Intersegmentalmembranen, streng morphologisch betrachtet, keine selbständigen Theile des Hautskelettes sind, sondern nur die schwach chitinisirten und eingeschlagenen postsegmentalen Randpartien der Segmentringe, während die Segmentgrenzen durch die sich zwischen den präsegmentalen Rändern ausspannenden Muskeln bestimmt werden, so würde die Zugehörigkeit der Genitalanlage zum zwölften Segmente auch dann gewahrt bleiben, wenn die Angaben von VERNON und BISSON richtig wären.

zwei Zapfenpaare nicht von Anfang an gesondert auftreten, sondern durch Differenzierung eines einzigen Paares entstehen.

Nach diesem kritischen Exkurse kehre ich zur Schilderung der nächsten Veränderungen der Genitaltasche und der beiden Zapfenpaare bei *Parapognx* zurück. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung schneidet der an der medialen Wand der Primitivzapfen entstandene dorsoventrale Spalt immer tiefer ein und trennt Valvae- und Penisanlagen deutlich von einander. Sobald die Trennung vollzogen, rücken die Valvae von den Peniszapfen weg an der lateralen Taschenwand mehr gegen die Mündung vor und die Penisanlagen verschmelzen zu einem plumpen unpaaren Gebilde. Zur gleichen Zeit entsteht der Ductus ejaculatorius als Einsenkung des Ektoderms der Spitze des unpaaren Peniszapfens und wächst als trichterförmiger Sack bis an die Penisbasis.

Während dieser Vorgänge machen sich an der Genitaltasche auffallende Reduktionserscheinungen bemerkbar. Zunächst verkürzt sich der enge Hals der Tasche (Fig. 11 *H*) mehr und mehr (Textfig. 11 *H*), so dass schließlich der weite Grund derselben mit den Zapfenpaaren direkt an der Epidermis hängt. Die Mündung ist jedoch immer noch sehr eng. Unterdessen legt sich die Genitaltasche, deren Lumen immer weiter wird, mehr und mehr der ventralen Körperwand an, wodurch der Abstand der ventralen Taschenwand von der Epidermis auf ein Minimum reducirt wird (Textfig. 11 *Gt*). Sobald dies geschehen ist, schrumpft die von der äußeren Haut und der ventralen Genitaltaschen-

wand gebildete Duplikatur auf mehr als die Hälfte ihrer ursprünglichen oral-analen Ausdehnung zusammen (Figur 12 *Gt*).

Während auf diese Weise die bisher enge Taschenmündung zu einer großen ovalen Öffnung ausgeweitet wird, erfolgt am Boden der Genitaltasche eine ganz



Textfig. 11.

Längsschnitt durch eine ältere Genitalanlage von *Parapognx stratiotaria*. Vergr. 70:1. *Gt*, Genitaltasche; *H*, Hals der Tasche; *P*, Penis; *XI*—*XIII*, Segmente.

neue Differenzierung, indem sich um den Penis eine zunächst noch seichte Ringfurche einsenkt. Wir können demnach auf diesem Stadium an der Genitaltasche deutlich zwei Abschnitte unterscheiden:

eine größere, der Mündung zunächst liegende Kammer, deren ventral-lateraler Wand die Valvae (Fig. 12 *V*) mit halbkreisförmiger Basis ansitzen und einen engeren, besonders dorsal durch eine halbringförmige Falte deutlich gegen die anale Kammer abgegrenzten Grund (Fig. 12 *Pt*), in dem der noch sehr niedrige Penis steckt.

Während auf diesem Stadium Penis und Valvae noch vollständig in der Tasche geborgen sind, ändert sich dieses Bild sehr rasch, sobald die Raupen anfangen, sich zur Verpuppung einzuspinnen. Zu dieser Zeit verstreicht nämlich die äußere Kammer der Genitaltasche vollständig, so dass die Valvae an die Körperoberfläche verlagert werden; der Penis dagegen bleibt in der sekundären Einsenkung des Taschengrundes, die die erste Andeutung der Penistasche darstellt, unter der Haut liegen (Fig. 13 *P*, *Pt*, *V*). Genau so wie bei den Trichopteren, wird also auch bei den Lepidopteren die Genitaltasche gänzlich rückgebildet. Aber der Zeitpunkt der ersten Anlage der Penistasche ist in beiden Insektenklassen verschieden. Erst nachdem die Genitaltasche vollständig verstrichen ist, erfolgt bei Trichopteren die Bildung der Penistasche. Bei den Lepidopteren dagegen wird sie schon vor dem Verschwinden der Genitaltasche angelegt. Der Einblick von außen her in die neugebildete Penistasche ist nicht möglich, da die Valvae sich in querer, lateraler Richtung dehnen, so dass ihre medialen Ränder zusammenstoßend und theilweise einander überdeckend die Öffnung der Penistasche vollständig verschließen (Fig. 14 *V*).

Das soeben skizzierte Bild der Genitalanlage, das wir am Ende der Raupenzeit beobachten, deckt sich vollständig mit der von KLINKHARDT (12) gegebenen Schilderung des jüngsten von ihm gesehenen Entwicklungsstadiums von *Vanessa io*, wenn er schreibt, dass der Penis als eine papillenartige Erhebung am Grunde einer engen ektodermalen Tasche entsteht, während die Valvae von den lateralen Rändern der Einsenkung vorwachsen. Es unterliegt daher keinem Zweifel, dass KLINKHARDT (12) die von mir beschriebenen jüngsten Entwicklungsstadien gar nicht gesehen und seine Studien erst begonnen hat, nachdem die paarigen Peniszapfen zum unpaaren Penis verschmolzen und die Valvae durch die Reduktion der Genitaltasche an die Körperoberfläche verlagert waren.

Während der zuletzt beschriebenen Entwicklungsvorgänge ist die Verwandlung der Raupe in die Puppe erfolgt. Bis zu diesem Zeitpunkte vollzieht sich die Genese des Kopulationsorgans der Lepidopteren und Trichopteren in übereinstimmender Weise. Erst nach der Verpuppung kommen die speciellen Schmetterlingscharaktere zur Ausbildung.

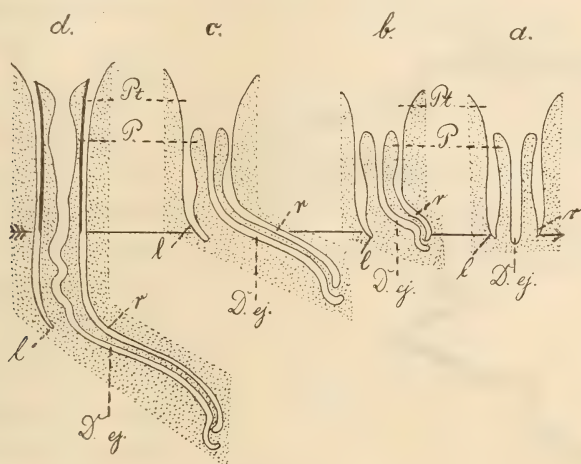
Eigenartige Formveränderungen erleiden zu Beginn der Puppenzeit die bisher unscheinbaren Valvae, indem sie sehr rasch zu mächtigen Anhängen auswachsen. Da sie unter der den Körper zunächst noch sehr eng umschließenden Cuticula wenig Platz finden, entwickeln sie sich zu flachen rundlichen Gebilden, die der Körperoberfläche dicht aufliegen (Fig. 15 *V*). Erst später, wenn in Folge der Einschachtelung der Segmente und der dadurch verursachten Verkürzung des imaginalen Körpers um die Hinterleibsspitze ein größerer freier Raum entsteht, entfalten sich die Valvae zu langen, den After überragenden Anhängen, die sich mit fortschreitender Entwicklung in lateraler Richtung mehr und mehr verflachen (Fig. 18 *V*).

Wie wir gesehen haben, entstand der Ductus ejaculatorius durch eine Einstülpung an der Spitze des Penis und wuchs in der Achse desselben gegen die Basis vor. Zu der Zeit, da die Genitaltasche verschwindet, reicht die blindsackförmige Anlage des Ductus bis zur Penisisbasis, dieselbe nur wenig überragend. Das blinde Ende des epithelialen Ductusschlauches zeigt eine auffallende Neigung ein klein wenig nach rechts abzubiegen (Fig. 13 *D.ej*). In der Folge wird dieser Theil zu bedeutender Länge auswachsen. Man kann jedoch sein Wachsthum nicht schildern, ohne der Veränderungen zu gedenken, welche zur selben Zeit der bisher sehr primitive Penis und die Penistasche erleiden.

Bald nachdem die Valvae an die Körperoberfläche verlagert sind, machen sich am Penis und der Penistasche eigenartige Differenzirungen bemerkbar, die fundamental verschieden sind von dem Bildungsgange der homologen Theile des Kopulationsapparates bei Hymenopteren und Trichopteren. Um dieselben zu verstehen, muss man vollständig mit der Anschauung brechen, dass ein zapfenartiger Anhang, wie der Penis, lediglich in distaler Richtung auswachsen könnte. Denn obgleich sich bei *Parapoynx* die Lagebeziehungen der Penis Spitze (vergl. Figg. 16 und 18 *P*, Textfig. 12 *a, b, c, P*) zu den benachbarten Theilen der Penistasche und der Valvae zunächst gar nicht ändern, gewinnt der Penis doch fortwährend an Länge und zwar dadurch, dass sein basaler Rand oralwärts in die Leibeshöhle hineinwächst. Dadurch wird auch die Penistasche, welche der Penisisbasis allseitig angeheftet ist, in gleichem Maße vertieft. Die orale Verlängerung des Penis und seiner Tasche (Textfig. 12 *b, l—r*) erscheint zunächst geringfügig; nichtsdestoweniger reicht sie aus, den nach rechts abgebogenen Abschnitt des Ductus (Textfig. 12 *b, D.ej*) in die etwas verlängerte Penisisbasis hineinzuziehen, so dass das blinde

Ductus-Ende nur ganz wenig über den Rand des Penis hinausragt (Fig. 16 *D.ej.*).

Nun tritt etwas ganz Sonderbares ein. Sobald der gekrümmte Theil des Ductus in das basale Lumen des Penis aufgenommen ist, hört plötzlich das oralwärts gleichmäßig fortschreitende Wachstum des basalen Penisrandes auf der linken Seite vollkommen auf, und die linke Hälfte der kreisförmigen Basis bleibt lange Zeit an derselben Stelle stehen (Textfig. 12 *b, c, l.*). Um so intensivere Wachstumsenergie entfaltet die rechte Hälfte der basalen Peniswand (Textfig. 12 *b, r.*), welcher das Blindende des Ductus innig anliegt (Fig. 16 *D.ej.*). Sie



Textfig. 12.

Schematische Darstellung der Entwicklung des Penis und der Penistasche von *Paraponyx stratiotaria*. *D.ej.*, Ductus ejaculatorius; *P.*, Penis; *Pt.*, Penistasche. *l.*, linke, *r.*, rechte basale Lippe des Penis. Der Pfeil giebt die Basis des Penis an, über die hinaus sich Penis und Penistasche oral verlängern.

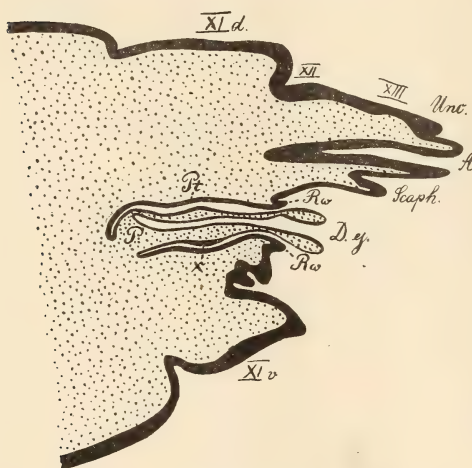
wölbt sich nämlich in oral-lateraler Richtung vor und wächst in einen halbrinnenartigen Zipfel aus (Textfig. 12 *b, r.*), der lateral weit über den Basaltheil des Penis ausladet. Dadurch erhält die bisher kreisförmige Basis eine längsovale Form, ungefähr wie ein sehr schräg abgeschnittener Gänsekiel. Während dieser Formveränderungen wächst das nach rechts abgebogene Blindende des Ductus in den rechtsseitigen Basalzipfel des Penis hinein (Textfig. 12 *b, D.ej.*). Und wenn nun die rechte Penislippe sammt der zugehörigen Penistasche in oral-lateraler Richtung noch stärker auswächst, bis beide zu einer langen doppelwandigen Rinne geworden sind (Textfig. 12 *c, P, Pt.*), so folgt ihr, am Boden hinziehend (Fig. 17 *D.ej.*), der Ductus, wird also von ihr umschieden. Der am fertigen Apparate so sehr auffallende rinnenförmige orale Abschnitt

ist demnach nichts Anderes als die durch asymmetrisches Auswachsen einseitig verlängerte Basis des Penis und der Penistasche.

Schon frühzeitig wuchern aus dem benachbarten Mesodermgewebe starke Muskelmassen in die rinnenförmige Penisbasis hinein (Fig. 17 *m*) und legen sich dem Ductus ventral dicht an.

Während die rinnenförmige rechte Hälfte der Penisbasis sich ununterbrochen in die Länge streckt und oralwärts in das Abdomen hineinzieht, entwickelt in späteren Stadien auch das kurze cylindrische Endstück eine lebhafte Wachsthumsfähigkeit und dehnt sich auch in distaler Richtung zu einem langen Hohlcyylinder aus (Textfig. 12 *d*).

Endlich tritt an diesem Abschnitte des Penis eine neue Bildung auf, nämlich der Blindsack. Die ventrale Wand verdickt sich ungefähr in der Mitte des Hohlcyinders sehr stark (Textfig. 13 *x*) und giebt in der Folge einer ventralen Aus-sackung des Penis den Ursprung, welche die Wand der Penistasche an der entsprechenden Stelle vor sich her schiebt (Textfiguren 14 u. 15 *x*). Durch die Anlage des Blind-



Textfig. 13.

Medianer Längsschnitt durch das Hinterleibsende einer jungen Puppe von *Paraponyx stratiotaria*. Vergr. 40:1. A, After; d, Rückenschuppe; D. ej., Ductus ejaculatorius; P, Penis; Pt, Penistasche; R.w., Ringwall; Scaph., Scaphium; Unc., Uncus; v, Bauchschuppe; x, erste Anlage des Blindsackes;

XI—XIII, Segmente.

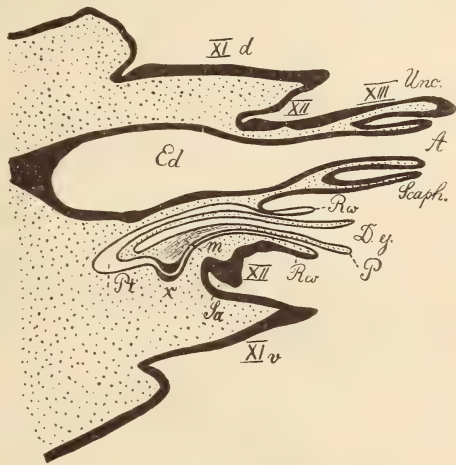
sackes wird der Penis in eine orale und anale Hälfte getheilt, deren weitere Differenzirung verschieden ist.

Die trichterförmige Penistasche lässt immer deutlicher einen weiten, an die mediale Wand der Valvae grenzenden Abschnitt und einen aus der centralen Zone desselben sich oral einsenkenden engeren Schlauch, in dem der Penis steckt, unterscheiden (Fig. 18 *Pt*). Bei wenig älteren Stadien erhebt sich an der Grenze beider Abschnitte eine niedrige, dorsal schmale, ventral stärkere Ringfalte, die nach und nach höher wird und den Ringwall der Penistasche bildet (Textfig. 13 *Rw*).

Nachdem sich der weite Enddarm der Raupe schon während der Verpuppung stark verengert hat (Figg. 13 und 16 *Ed*), wächst in späteren Puppenstadien das bisher plumpe und breite Aftersegment (Fig. 18 *XIII*) zu einem langgestreckten Kegel aus (Textfig. 13 *XIII*), an dessen dorsaler und ventraler Basis je ein kurzer Fortsatz sprosst. Wie die weitere Entwicklung lehrt, entwickelt sich der dorsale Zapfen zum Uncus (Textfig. 13 *Unc*), der ventrale zum Scaphium (Textfiguren 13—15 *Scaph*). Morphogenetisch repräsentiren also Uncus und Scaphium nicht die Bauch- und Rückenschuppe, sondern nur sekundäre Anhänge des 13. Segmentes, worauf ich schon oben hingewiesen habe.

Die feinere Modellirung des ganzen Apparates schreitet jetzt rasch fort. Penis und Penistasche, deren orales Ende bisher nicht über den präsegmentalen Rand des elften Segmentes hinaus reichten, wachsen unter mehrfachen Windungen sehr rasch bis in die vordere Region des zehnten Segmentes, um nach einer scharfen ventral-analen Umbiegung im hinteren Theile dieses Segmentes zu endigen (Fig. 1 *P* und *Pt*). Der Ductus ejaculatorius tritt hier aus dem Penis heraus und ver-

einigt sich nach kurzem gebogenen Verlaufe mit den Vasa deferentia (Fig. 1 *D.ej*), die äußere ventrale Wand des sich immer höher erhebenden Ringwalles verdickt sich sehr stark (Textfigg. 14 und 15 *Rw*), da hier später eine der sicheren Führung des Penis dienende Chitirinne gebildet werden soll. Die ventral-mediane Partie der Intersegmentalmembran zwischen dem elften und zwölften Segmente sackt sich in Gestalt einer oral-dorsal gerichteten kleinen Tasche aus, deren chitinöses Sekret zum Saccus (Textfigg. 14 und 15 *Sa*) erhärtet. Von den Anhängen des Aftersegmentes, die beträchtlich in die Länge gewachsen sind, überragt der Uncus (Textfig. 14 *Unc*) bereits den dor-

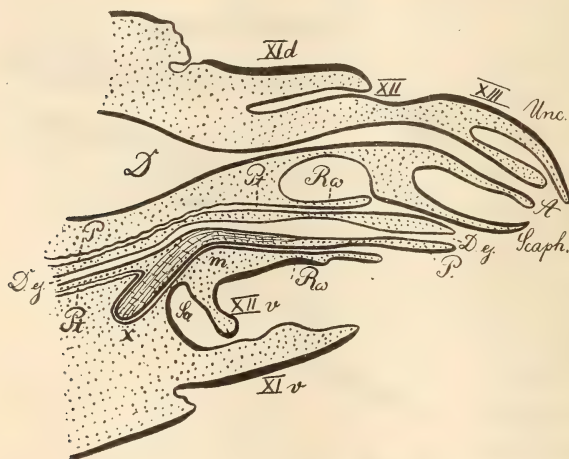


Textfig. 14.

Medianer Längsschnitt durch das Hinterleibsende einer älteren Puppe von *Parapoynx stratiotaria*. Vergr. 40:1. *A*, After; *d*, Rückenschuppe; *D.ej.*, Ductus ejaculatorius; *Ed*, Enddarm; *m*, Musc. retract. Duct. ejac.; *P*, Penis; *Pt*, Penistasche; *Rw*, Ringwall; *Sa*, Saccus; *Scaph*, Scaphium; *Unc*, Uncus; *v*, Bauchschuppe; *x*, ventraler Blind-sack des Penis; *XI—XIII*, Segmente.

salen Afterrand, das Scaphium (Textfig. 14 *Scaph*) reicht dagegen eben erst an die ventrale Afterlippe heran.

Während die Zeit der Puppenruhe ihrem Ende entgegengeht, erfolgen nur noch geringfügige Formänderungen der Theile des Geschlechtsapparates und die Chitinisierung schreitet jetzt rasch über Abdomen und Geschlechtsanhänge hin. Die Valvae, welche zu zwei langgestreckten, an der Innenseite muldenförmig gehöhlten Anhängen entfaltet sind (Fig. 1 *V*), überziehen sich mit einem nach und nach dichter werdenden Haarkleide; die ventrale Wand des aus der ventralen Partie der Penistasche vorragenden Ringwalles scheidet eine starke



Textfig. 15.

Medianer Längsschnitt durch das Hinterleibsende eines alten Puppenstadiums von *Paraponyx stratiotaria*. Vergr. 40:1. *A*, After; *d*, Rückenschuppe; *D*, Enddarm; *D.ej.*, Ductus ejaculatorius; *m*, Musc. retract. Duct. ejac.; *P*, Penis; *Pt*, Penistasche; *Rw*, Ringwall; *Sa*, Saccus; *Scaph*, Scaphium; *Unc*, Uncus; *v*, Bauchschuppe; *x*, Blindsack; *XI—XIII*, Segmente.

Chitinlage ab, die eben so wie die chitinöse Hülle des Penisendstückes immer dicker wird. In der Umgebung des Penisblindsackes fließen die chitinösen Sekrete der Matrix des Penis und der Penistasche zu einer einheitlichen Schicht zusammen.

Die Gliederung und Chitinisierung der abdominalen Cuticula, die schon reichlichen Haarbesatz trägt, hält gleichen Schritt mit der Entwicklung der Geschlechtsanhänge, in dem sich die einzelnen Segmentringe während der geschilderten Vorgänge mehr und mehr in einander schieben und chitinisieren. Der zwölfte Segmentring chitinisirt nicht allseitig gleich stark, sondern in Gestalt eines starken dorsalen und ventralen Halbringes, an deren laterale Ecken sich Gelenke ausbilden. Die bisher geraden Spitzen der stark verlängerten Afterfortsätze, Uncus und Scaphium, krümmen sich einander hakenförmig entgegen, wodurch das Aftersegment die charakteristische Gestalt eines Vogelschnabels erhält (Textfig. 15 *Unc* und *Scaph*).

Die Entwicklung der männlichen Geschlechtsanhänge von *Paraponyx* ist damit im Wesentlichen vollendet. Da ich die Angaben von

VERSION, BISSON und KLINKHARDT bereits ergänzt und berichtigt habe, kann ich mich zum Schlusse darauf beschränken, meine ontogenetischen Befunde am Geschlechtsapparat von *Parapoynx* kurz zusammenzufassen und mit den Resultaten meiner früheren Untersuchungen an Hymenopteren und Trichopteren zu vergleichen. Ich konnte nachweisen, dass in allen drei Insektengruppen die Geschlechtsanhänge morphogenetisch durchaus gleichwerthigen Anlagen ihre Entstehung verdanken. Diese Homologie kommt zu Ausdrücke:

1) in der Anlage einer, der Form nach verschiedenen, postsegmentalen Einsenkung (Genitaltasche) der zwölften Bauchschuppe,

2) in der Entwicklung eines Paares einfacher Primitivzapfen am Grunde der Genitaltasche,

3) in der sekundären Spaltung jedes Zapfens in ein laterales (Valva) und mediales (Penis) Stück,

4) in der Entstehung des Penis aus ursprünglich paarigen Anlagen.

Das spätere Schicksal der Genitaltasche und der Zapfenpaare ist jedoch bei Hymenopteren einerseits, Trichoptera und Lepidopteren andererseits ein total differentes. Während bei ersteren die zwei Zapfenpaare in engster Verbindung mit einander am Grunde der sich mehr und mehr vertiefenden Genitaltasche liegen bleiben, verstreicht bei den letzteren die Tasche vollständig, so dass die Valvae an die Körperoberfläche verlagert werden, während der Penis in einer neuen Einsenkung, der Penistasche, geborgen wird.

Wie ich schon früher feststellte (11 b), verharren demnach die Geschlechtsanhänge der Hymenopteren auf einer primitiveren Stufe der Entwicklung und lassen die ursprüngliche Anlage weit klarer erkennen als diejenigen der Trichopteren und Lepidopteren.

Ob und in wie weit sich die Geschlechtsapparate der übrigen Hexapoden den beiden von mir erkannten Stilvarianten unterordnen lassen, sollen künftige Studien entscheiden.

Erlangen, 19. December 1902.

Tabelle I.

Species	XII	Penistasche
<i>Papilio machaon</i>	Saccus kurz	äußere ventrale Lamelle des Ringwalles rinnenartig chitinisirt
<i>Parnassius mnemosyne</i>	Saccus groß, plump	
<i>Pieris brassicae</i>	Saccus breit, mäßig lang	an der ventr. Wand des Ringwalles zapfenartiger Fortsatz, in der ventr. äußeren Lamelle zwei mit dem Zapfen in Verbindung stehende Spangen, den Penis lat. umgreifend
<i>Anthocharis cardamines</i>	Saccus groß, plump	äußere Lamelle des Ringwalles rinnenförmig chitinisirt
<i>Colias hyale</i>	»	Ringwall fehlt, ventr.-med. Stützspange mit Penisbasis verwachsen
<i>Rhodocera rhamni</i>	Saccus lang, auch angrenzende Partie der Intersegmentalmembran stark chitinisirt	hoher, allseitig stark chitinisirter kegelförmiger Ringwall
<i>Thecla spini</i>	Saccus kurz	äußere ventr. Lamelle des Ringwalles rinnenartig chitinisirt, lat. spitz ausgezogen
<i>Polyommatus doris</i>	Saccus mäßig lang	
<i>Lycaena bellargus</i>	Saccus fehlt	zwei an die Valvae ansetzende schmale Spangen ziehen innerhalb des 12. Segmentes dorsal bis in die Nähe des Penis
<i>Apatura Iris</i>	Saccus sehr lang	ventr. äußere Lamelle des Ringwalles rinnenförmig chitinisirt
<i>Limnitis sibylla</i>	Saccus breit und kurz	
<i>Neptis aceris</i>	Saccus kurz	ventr. äußere Lamelle des Ringwalles rinnenartig chitinisirt

Saccus oral entwickelt.
Ring.
Saccus ventral-lateral schmaler, dorsal breiter Ring.
Einheitlicher, in der Regel ventral-lateral schmaler, dorsal breiter Ring.

tief, trichterförmig, größtentheils membranös, weitere Randzone, engerer schlauchförmiger Grund.
Penistasche und Basis des Penisstückes verwachsen.

Rhopalocera.

Valvae	Penis	XIIIe Scaphium	XIIIa Uncus
zugespitzt dreieckig, sägezahnartige Leiste an der medialen Wand	Endstück stark gebogen	kahnartig	kurz, schwach ventr. gekrümmt
mit medialen Klammerhaken	Endstück lang, schwach gebogen, distal zugespitzt, basal-lateral aufgetrieben	—	viertheilig, zwei stärkere dorsale, zwei schwächere ventr. Anhänge
am Ende je ein ventraler Haken	Endstück gerade, in der Mitte aufgetrieben, nahe der Basis kl. ventral, anal gerichteter Muskelfortsatz Blindsack kurz	—	hakenförmig ventr. gekrümmt
distal abgerundet, mediale Wand entsendet stumpfen Fortsatz	Endstück gerade, distal sich verjüngend Blindsack lang, ventr. gerichtet	—	stark ventr. gebogene Nase
analer Rand in kurzen Fortsatz ausgezogen	Endstück halbkreisförmig gebogen Blindsack kurz	—	schmal, kahnartig, ventr. gebogen
zugespitzt, mit Haken endigend	Endstück sehr lang und dünn, zugespitzt Blindsack kurz	—	kurze, ventr. gebogene Nase
dreieckig	Endstück distal-ventr. feingesägt Blindsack kurz D. ej. birgt zwei lange Zähne	—	zwei halbringförmig gekrümmte, sich kreuzende Stäbe
analer, stark chitinisirter Rand medial eingeschlagen und scharf gezähnt, am dorsalen Rande starke Widerhaken	Endstück basal aufgetrieben, distaler Rand dors. u. ventr. verlängert Blindsack lang, weit	ventr. Wand des Afterkegels schwach chitinisirt	zwei ventr. herunterhängende, fingerförmige Anhänge, an deren Basis zwei lange gebogene u. sich kreuzende Stäbe hängen
schmal, schräg anal dorsal gerichtet	Endstück kurz, hart unter Enddarm liegend, basal in zwei kurze Fortsätze ausgezogen	—	stumpfkegelförmig, am Ende gespalten
distal spitz ausgezogen	Endstück lang, dünn, Blindsack mäßig lang	zwei lat., den Enddarm umgreifende Spangen verwachsen ventr. zu fußförmigem Gebilde	zugespitzt. Fortsatz
stumpfspitzig, medial länger, den dorsalen Valvarand überragender gezählter Fortsatz	Endstück kurz, spitz ausgezogen Blindsack lang	—	stark ventr. gebogener Schnabel
langgestreckt	Endstück kurz, in der Mitte aufgetr., ventral-distal. Rand vorgezogen. Blindsack lang. D. ej. stark chitinisirt und gezähnt	—	schnabelartig

große, bewegliche Anhänge des postsegmentalen Randes von XII.

lang, membranöser oraler Theil, stark chitinisirtes Endstück.
Ductus ejaculatorius schwellbar.

Species	XII	Penistasche
<i>Vanessa Io</i>	Saccus lang, schmal, dorsal gebogen	ventrale äußere Lamelle des Ringwalles rinnenartig chitinisirt
<i>Melithaea athalia</i>	Saccus breit	äußere Lamelle und oberer Rand der inneren Lamelle des Ringwalles ventr. stark chitinisirt
<i>Argynnis paphia</i>	Saccus kurz, breit	äußere ventr. Lamelle des Ringwalles rinnenartig chitinisirt
<i>Melanargia galathea</i>	Saccus kurz	äußere ventr. Lamelle des Ringwalles halbringförmig chitinisirt
<i>Erebia var. Cassiope</i>	Saccus ganz kurz	{ ventr. äußere Lamelle des Ringwalles rinnenartig chitinisirt
<i>Satyrus semele</i>	Saccus schwach	
<i>Pararge maera</i>	Saccus lang	
<i>Epinephele Trithonus</i>	{ Saccus kurz	äußere ventr. Lamelle des Ringwalles rinnenartig chitinisirt
<i>Coenonympha pamphilus</i>		
<i>Carterocephalus palaemon</i>	Saccus lang	Ringwall allseitig stark chitinisirt, dors. kappenartig vorgezogen

Einheitlicher, in der Regel ventral-lateral schmaler, dorsal breiter Ring. Saccus oral entwickelt.

tief, trichterförmig, größtentheils membranös, weitere Randzone, engerer schlauchförmiger Grund. Penistasche und Basis des Penisendstückes verwachsen.

Tabelle II.

Species	XII	Penistasche
<i>Sphinx ligustri</i>	einheitlicher, allseitig schmaler Ring. Saccus kurz	halbringförmiges Chitinstück
<i>Deilephila euphorbiae</i>	{ einheitlicher, ventral-lateral schmaler, dorsal breiter Ring. Saccus kurz und breit.	schwacher Halbring
<i>Smerinthus tiliae</i>		kleiner gestielter Halbring
<i>Smerinthus ocellata</i>	ventral-lat. schmal, dorsal breiter	schmaler Halbring

Saccus kurz und breit, lateral un- deutlich gegliedert

Äußere Lamelle des Ringwalles ventral halbringförmig stark chitinisirt
tief, trichterförmig, weitere Randzone, enger Grund, membranös, ventraler Ringwall, Penistasche und Basis des Penisendstückes verwachsen

Valvae	Penis	XIIIv Scaphium	XIIIa Uncus
starke Leiste an der medialen Wand, die spitz ausläuft, am Ende starker Haken. Muskelfortsätze	Endstück lang, scharf zugespitzt	zwei lat., den Enddarm umgreifende Spangen vereinigt sich ventr. zu einer kurzen Spitze	schmale, am Ende zugespitzte, ventr. gebogene Nase
distal mit Widerhaken und Dornen besetzt	Endstück lang, gerade Blindsack kurz	—	zwei spitze Fortsätze
mediale Wand reich differenziert, Haken, Borstenbüschel, Zähnenplatten	Endstück weit, kurz, ventr. Rand vorgezogen. Blindsack kurz, im D. ej. großes Borstenpolster	—	stark ventr. gebogen, geweihartig
distal einwärts gebogen, stark bedornt	Endstück kurz gerade Blindsack kurz	—	dreitheilig, medialer unpaarer Fortsatz, zwei laterale Stäbe, nach Form und Richtung verschieden
lang, zugespitzt, dorsaler Rand dicht mit starken Zähnen besetzt		—	
lang, schmal, am Ende ausgeschnitten	Endstück lang, distal knopfartig verdickt, gebogen Blindsack kurz	—	
messerförmig, ventr. Rand leicht ausgeschnitten	Endstück außen stark bedornt Blindsack kurz	ventr. Wand des Afterkegels schwach chitinisirt	
lang, schmal, dorsaler Rand stark gezähnt	Endstück kurz, gerade Blindsack kurz	—	schnabelartig
schmal, dorsal-anal gerichtet		—	
abgerundet, ventr. Rand mit vorstehender Leiste, die in halbringförmigem, gezähnten Stück endigt	Endstück lang, dünn Blindsack kurz	—	

große, bewegliche Anhänge des postsegmentalen Randes von XII

Endstück.
Ductus ejaculatorius schwellbar
lang, membranöser oraler Theil, stark chitinisirt

Spingies.

Valvae	Penis	XIIIv Scaphium	XIIIa Uncus
abgerund., schräg anal-dors. gerichtet, basamed. stark gezähnelte Platte	Endstück lang gerade. Blindsack kurz	zwei later. Spangen vereinigt sich ventr. zu einem tief gespaltenen Fortsatz	Uncus: starker, ventral gebogener, am Ende gespaltenen Haken
abgerund., schräg anal-dors. gerichtet, ventr. med. in kurze Spitze ausgezogen. Muskelfortsätze umgreifen d. Penis dorsal halbringförmig	Endstück ventr. gebogen. Blindsack undeutlich. Im Mündungstheil des D. ejac. kammartiges Chitinegebilde	am Ende abgerundet, aufwärts gebogener Haken	dicht behaarte, abwärts gekrümmte Spitze
Muskelforts. schwach	Endstück stark chitinisirt, dünn. Blindsack deutlich, im D. ejacul. starker Dorn	zwei later. Spangen vereinigt sich ventr. zu einem kurzen gebogenen Dorn	breite, stumpfspitzige behaarte Kappe
Muskelforts. halbringförmig, den Penis dors. umgreif.	Endstück stark chitinisirt, am Ende wenig erweitert, starker Endhaken. Blindsack lang. D. ej. fein gezähnt	einem Vogelschnabel ähnlich	

dorsale Muskelfortsätze vorhanden
große, dem postsegmentalen Rande des 12. Segmentes beweglich ansitzende Anhänge

Abschnitt mit rinnenförmiger Basis, stark chitinisirtes Endstück. Ductus ejaculatorius schwellbar. Blindsack

schräg anal dors. gerichtet, ventral-med. starker Auswuchs

Species	XII	Penistasche
<i>Smerinthus populi</i>	allseitig schmal	gestielter Halbring
<i>Macroglossa stellatarum</i>	ventral-lat. schmal, dorsal breit	halbringförmig
<i>Trochilium apiforme</i>	ventral-lat. schmal, dors. breit. Saccus lang, schmal.	ventraler Halbring. Ringwall dorsal fein gezähnt
<i>Sesia empiformis</i>		Halbring anal zapfenartig vorgezo- gen
<i>Zygaena filipendula</i>	allseitig schmal, Sac- cus breit	Ringwall allseitig stark chitinisirt, be- sonders dorsal mit starken Borsten be- setzt

Saccus kurz und breit
Saccus deutlich gegliedert
lateral unendlich gegliedert

äußere Lamelle des Ringwall ventral halbringförmig stark
chitinisirt
äußere Lamelle des Ringwall ventral halbringförmig stark
chitinisirt
tief, trichterförmig, weitere Randzone, enger Grund, membranös,
centrales Ringwall. Penistasche und Basis des Penisstückes
verwachsen

Tabelle III.

Species	IV—XI	XII	Penistasche
<i>Calligenia miniata</i>	—	lat. gegliedert, ventr.-lat. schmal, dors. breit, ventr.- med. Partie der Inter- segmentalmembran XI— XII stark chitinisirt	äußere Lamelle des Ring- wall ventr. stark chiti- nisirt
<i>Gnophria quadra</i>	—	lat. unendlich gegliedert, ventr.-lat. schmal, dorsal breit, Saccus schwach	äußere Lamelle des Ring- wall ventral halbring- förmig chitinisirt, Halb- ring durch ventr. Spange gestützt
<i>Nemophila russula</i>	—		
<i>Arctia caja</i>		allseitig schmal	Ringwall hoch, äußere Lamelle und Rand der inneren Lamelle, beson- ders ventral stark chiti- nisirt
<i>Arctia hebe</i>	—	ventral schmal, dorsal breiter	

ringwallartige Erhebung der Penistasche rings um den Penis
tief trichterförmig, größtentheils membranös, weiter Randabschnitt, enger
Grund, an der Basis des Penisstückes Penistasche u. Penis verwachsen.

einheitl., Saccus unendlich

Valvae	Penis	<i>XIIIv</i> Scaphium	<i>XIIIa</i> Uncus
abgerundet, stark chitinisierter ventr. Rand in Fortsätze ausgezogen. Muskelfortsätze d. Penis halbringförmig umgreifend	Endstück distal ventr. gebogen, kelchartig erweitert. Blindsack lang. D. ej. mit starken Dornen besetzt	einem Vogelschnabel ähnlich	
schräg anal-dors. gerichtet, ventr. Rand entsendet zapfenartigen Auswuchs. Muskelfortsätze umgreifen Penis dorsal	Endstück weit, gerade, distal durch längeren bedornt. Fortsatz ausgezeichnet. Blindsack kurz. Im D. ej. zwei längere Chitinstäbe	»	
verdickte Ränder rings mit Borsten besetzt, dorso-basaler Gelenkhöcker gelenkt in Ausschnitt des postsgm. Randes von <i>XII</i> .	stark chitinisirtes Endstück gerade. Zwei laterale Blindsäcke. Im D. ej. Haarbesatz	langer stark chitinisierter Fortsatz	plumpe, am Ende gespaltene Kappe mit Haarbesatz
hügelartig, med., bogenförmig, vorspringende Leiste mit dichtem Borstenbesatz	Endstück distal stark verjüngt. Blindsack klein	<i>XIIIv</i> ventr. Wand des Afterkegels stark chitinisirt, Scaphium: kurz zungenartig	seitliche komprim. Kappe, am Rande behaart
abgerund., schräg anal-dorsal gerichtet; med. Seite dicht und lang behaart	stark chitinisirtes Endstück kurz und weit. Blindsack lang	—	schwache Platte

Bombyces.

Valvae	Penis	<i>XIIIv</i> Scaphium	<i>XIIIa</i> Uncus
zangenartig, distal mehrfach ausgeschnitt. Lange, bogenartig den Penis dors. umgreifende Muskelfortsätze.	Endstück weit, wenig gebog., Blindsack kurz, am Grunde des D. ej. starke lange Dorne, gegen d. Mündung feiner Haarbesatz und Borsten	—	langer, ventr. gekrümmter Haken
ventr. Rand in starken Haken verlängert, starker Haken an der med. Seite. Muskelfortsätze kurz	Endstück leicht gebogen, Blindsack, im D. ej. starker Dorn	—	Abwärts gebogene Nase, fein und dicht behaart
schräg anal dorsal gerichtet, am Ende ausgeschn. Muskelfortsätze kurz	Endstück weit, dist.-dors. gebog., Blindsack kurz, D. ej. fein gezähnt	—	lang vorragende Nase
schräg anal-dors. gerichtet, distal in abgerundete Spitze ausgezogen. Muskelfortsätze kurz	Endstück weit, dorsal gebogen, Blindsack kurz. D. ej. fein gezähnt.	zwei kurze starke Fortsätze	langer Haken
am Ende in langen zugespitzten, med. gekrümmt. Fortsatz verlängert. Muskelfortsätze kurz	Endstück weit, wenig dors. gebogen, distal kelchartig erweitert, Blindsack lang zugespt. Mündungszone des D. ej. m. dichtgestellt. Borsten besetzt.	—	kurze, hakenartige Nase, von zwei behaarten Warzen lat. flankirt

Species	IV—XI	XII	Penistasche
<i>Spilosoma lubricipeda</i>	—	allseitig schmal, Saccus kurz dreieckig oral gerichtet	Ringwall hoch, äußere Lamelle und Rand der inneren Lamelle besonders ventral stark chitinisirt
<i>Orgyia gonostigma</i>	—	ventr.-lat. schmal, dorsal breit, Saccus kurz, paarig, oral gerichtet	äußere Lamelle des Ringwalles ventr. stark chitinisirt
<i>Porthesia chryso-rhoea</i>	—	lat. gegliedert, ventr.-lat. schmal, dors. breit, Saccus lang, oral ragend	äußere Lamelle des Ringwalles dorsal stark chitinisirt, median-anal vorgezogen
<i>Psilura monacha</i>	—	ventr.-lat. schmaler, dors. breiter Ring, Saccus lang, schmal, oral	Ringwall allseitig stark chitinisirt
<i>Oeneria dispar</i>	—	einheitlicher, ventral-lat. schmaler, dorsal breiterer Ring, Saccus lang, oral	äußere Lamelle des Ringwalles ventr. stark chitinisirt
<i>Bombyx crataegi</i>	—	lat. undeutlich gegliedert, lat. schmal, dors. breit, Saccus ventr. entwickelt	Penis ruht fest in der Gabelung einer ventromedialen Chitinspange
<i>Bombyx populi</i>	—	einheitlich, ventr. schmal, dorsal breit, Saccus schw., ventral gehöhlt	
<i>Bombyx neustria</i>	Xv viereckige Platte mit gezähneltem postsegm. median halbringförm. ausgeschnitt. Rande, Xvi klein, hufeisenförmig, analin zwei lange spitze Fortsätze ausgezogen Xld weit ventral herunterreichend, dorso-med. Naht, anal-lat. Ecken in zwei scharfe gebogene Haken ausgezogen	lateral gegliedert, dorsal breit, ventr.-med. Partie der Intersegmentalmembran XI—XII stark chitinisirt u. zu einer weiten, med.-oral sekundär ausgesackten Tasche ausgeweitet	schwache ventrale Spange
<i>Bombyx lanestrís</i>	—	lat. undeutlich gegliedert, schmal	halbringförmige ventral-med. Spange
<i>Bombyx catax</i>	—	allseitig schmal, einheitlich	ventrale Partie der Randzone kegelförmig anal vorgestülpt
<i>Bombyx rubi</i>	—	einheitlicher, lateral stark geknickter Ring, ventr.-lat. schmal, dors. breiter, ventr. lat. Intersegmentalmembran XI—XII stark chitinisirt und zu einer med. sekundär ausgesackten Tasche ausgeweitet, deren anal-med. Rand in zwei aufwärts gebogene Haken ausgezogen ist	halbringförmige ventral-mediale Spange

Valvae	Penis	XIIIe Scaphium	XIIIa Uncus
am Ende in dors. gerichteten Zipfel ausgezogen. Muskelfortsätze schwach	Endstück leicht gebogen, Blindsack kurz, D. ej. mit Zähnchen u. Dornen besetzt.	—	hakenartige Nase
unregelmäßig dreieckig	Endstück gerade, kurz, Blindsack lang, D. ej. gezähnt	—	lat.-dors. Wand von XIIIa chitinisirt, hakenartiger Uncus
mit med. stumpfen Forts. endigend. Muskelfortsätze schwach	Endstück weit, Spitze aufgebogen, Blindsack kurz	—	spitzer, ventr. gekrümmter Haken
breiter Saum, der sich dors. zu einem längeren Fortsatz erhebt	Endstück lang, sich verjüngend, Blindsack kurz	—	stark ventral gebogener spitz. Haken
ähnlich wie bei <i>Psilura</i> . Muskelfortsätze schwach	Endstück mehrfach gebogen, Blindsack lang	—	lange, wenig ventr. gebogene Nase
ventral-analer Rand in langen, dors. gebogenen glatten Fortsatz ausgez.	Endstück kurz, mäßig weit, wenig gebogen, Blindsack fehlt	fußförmig	zwei kräftige faustförmige Höcker auf gemeinschaftlicher Basis
ventr.-analer Rand spornartig ausgeschnitten	Endstück leicht ventral gebogen, Blindsack kurz mit solidem Chitinanh.	zwei laterale an der Spitze verwachsene Spangen	in abwärts gekr. Haken ausgezog. Kappe
niedr., abgerund. Höckerchen	Endstück dünn	—	—
auf niedriger Basis medial gerichtete kurze Fortsätze	Endstück weit	—	laterale, behaarte Würzchen
auf breiter Basis drei stumpfe Fortsätze	Endstück weit	—	—
niedrig., dorsal in längeren Fortsatz ausgezog. Saum	Endstück kurz, weit	—	—

groß, weit vorragend, dorsobasale Muskelfortsätze

bewegliche Anhänge des postsegmentalen Randes von XVII

klein, niedrig, dorsal-lateral liegend

Ductus ejaculatorius schwellbar
Endstück
stark chitinisirtes Endstück.
ventraler Mündungsrand in lange, abwärts gebogene Lippe verlängert. Blindsack fehlt
lang, membranöser oraler Abschnitt mit rinnenförmiger Basis,

Species	IV—XI	XII	Penistasche
<i>Crateronyx Dumi</i>	—	einheitlicher, ventr.-later. schmaler, dorsal breiter Ring	kegelförmiger Ringwall, ventral stark chitinisirt, dorsal zart dicht mit kurzen Zähnen besetzt
<i>Lasiocampa potatoria</i>	XI stark chitinisierter Halbring, post-segmentaler Rand median in zwei starke Spitzen ausgezogen	einheitlicher, unregelmäß. Ring, ventral - mediane Partie der Intersegmental-membran XI—XII stark chitinisirt u. ausgeweitet, analer Rand in zwei lange Stäbe ausgezogen	lange ventr.-med. Stützs-pange mit Penisbasis verwachsen
<i>Lasiocampa quercifolia</i>	—	schmal, lateral gegliedert, Saccus fehlt	kurze mit Penisbasis verwachsene Spange
<i>Lasiocampa tremulifolia</i>	—	ventral-lat., schmal, dorsal breit, Saccus kleine ventr. gehöhlte Tasche	
<i>Lasiocampa pini</i>	—	ringförmig, schwach chitinisirt, weite Intersegmentaltasche wie bei <i>B. rubi</i> , deren analer Rand med. in zwei bedornete Fortsätze verlängert ist	ventr. halbringförmige Chitinspange
<i>Lasiocampa ilicifolia</i>	—	lat. gelenkig gegliedert, ventr.-lat. schmal, dorsal breit, Saccus ventrale Tasche	starke Spange
<i>Agria tau</i>	—	einheitlicher, ventral-lat. schmaler, dors. breiter Ring, Saccus fehlt	hohe, starke Spange mit Penisbasis verwachsen
<i>Harpyia rinula</i>	XI schmale Spange, lateral in frei vorragende, stark bedornete Spitzen endigend		starke ventral - mediale Spange mit Penisbasis verwachsen
<i>Phalera bucephala</i>	—	einheitlicher schmal. Ring, oraler Saccus paarig	äußere Lamelle des hohen Ringwalles ventr. stark chitinisirt

Ringwall fehlt, Tasche verengt sich allmählich, ventr.-med. Stützs-pange mit Penis verwachsen tief, trichterförmig, größtentheils membranös, weiter Randabschnitt, enger Grund, an der Basis des Penisendstückes Penistasche und Penis verwachsen

Tabelle IV.

Species	XII	Penistasche
<i>Agrotis pronuba</i>	schmaler, dorsal wenig breiter Ring, Saccus dreieckig	ventrale Wand des Ringwalles stark chitinisirt
<i>Hadena monoglyphia</i>	unregelmäßiger einheitlicher Ring, Saccus kurz und breit	

Ringwall fehlt, Tasche verengt sich allmählich, ventr.-med. Stützs-pange mit Penis verwachsen tief, trichterförmig, größtentheils membranös, weiter Randabschnitt, enger Grund etc. s. p. 600

Valvae	Penis	<i>XIII^v</i> Scaphium	<i>XIII^d</i> Uncus
groß, flügelartig, schräg anal-dorsal gerichtet	Basis des Endstückes ventral gebogen, Blindsack kurz	—	lang vorgezogene, ventral gekrümmte Nase
langer glatter Stab am dorsalen Ende eines langen lateralen Saumes, ventr. Ende warzenart. verdickt	Endstück lang, dünn, basal aufgetrieben, stark gebogen, Blindsack fehlt	—	langbehaarter lateraler Saum
dors. starke Spitze, ventr.-med. zwei ungleich lange bedornete Fortsätze	Endstück kurz; weit, Blindsack kurz, D. ej. fein gezähnt	—	zwei plumpe, weit von einander steh., ventral gebogene Haken
größeres dorsales Stück mit starkem Haken, zwei kleinere ventrale	im D. ej. drei Bündel starker Borsten u. große rundl. Platte	—	zwei kleine behaarte Plättchen.
längerer dorsaler und kürzerer ventr. Fortsatz, dazwischen niedrige Spitze	im D. ej. zahlreiche Borsten	—	niedrige, behaarte Höckerchen
größeres, abgerundetes dorsales und kleineres distal ausgeschnittenes ventrales Stück	im D. ej. starker Chitinstab u. mehr. Borstenbüschel	—	zwei lang behaarte, gebuckelte Warzen
muldenförmig, med. nahe dem analen Rande oral ziehender Haken. Muskelfortsätze schwach	Endstück dünn, stark gebogen, Blindsack schaufelförmig	starke, den Penis sattelförmig umgreifende Kappe, scharf zugespitzt	stark gebogener, am Ende gegabelter plumper Anhang
steil dorsal gerichtet, das Aftersegment überragend	Basis des Endstückes ventral gebogen mit zwei lateralen Fortsätz., an der Biegungsstelle seitlich verbreitert und fein bedornt	—	plumper behaarter Anhang, von zwei Widderhorn-ähnl. Haken seitl. flankirt
langgestreckt, medial mit Haken bewehrt	Endstück wenig gebogen, Blindsack lang, im D. ej. kräftige Chitinplatte	zwei große, geweihartig gezähnelte u. weit ventr. reich. Anhänge	gehöhlte Kappe, anal in gebogene Spitze ausgezogen

Noctuae.

Valvae	Penis	<i>XIII^v</i> Scaphium	<i>XIII^d</i> Uncus
distal in spitze Fortsätze ausgezogen, dorsobasaler Gelenkhöcker gelenkt in Ausschnitt des XII. Segm.	Endstück dorsoventral abgeflacht, gerade, Blindsack lang, im D. ej. gezähnelte Platte	—	Uncus: ventr. gebog. Haken
med. Wand mit Haken u. Borsten bewehrt, kammartige Borstenreihe nahe dem analen Rande, Muskelfortsätze kräftig	Endstück wenig gebog. Blindsack vorhanden, im D. ej. stark chitinisirtes Gebilde	ventrale Wand des Afterkegels mehr oder wenig stark chitinisirt, Scaphium fehlt	Uncus: ventral gebogener spitzer Haken, dicht behaart

Species	XII	Penistasche
<i>Habryntis scita</i>	schmaler, lateral unendlich gegliederter Ring, Saccus lang	äußere Lamelle des Ringwalles besonders ventr. stark chitinisirt, innere Lamelle fein gezähnt
<i>Nonagria cannae</i>	schmal, lateral gegliedert, kurzer, ventral gerichteter, dicht behaarter Fortsatz von XII ^d an dem Segmentgelenke, Saccus kurz	äußere Lamelle des Ringwalles dors. und ventr. stark chitinisirt, innere Lamelle fein gezähnt
<i>Scoliopteryx libatrix</i>	einheitlicher schmaler Ring, Saccus breit, am Grunde gespalten	äußere Lamelle des Ringwalles ventral und lat. stark chitinisirt
<i>Calocampa exoleta</i>	unregelmäßiger schmaler Ring, Saccus kurz, breit	
<i>Cucullia argentea</i>	Saccus kurz	äußere Lamelle des Ringwalles ventral stark chitinisirt; innere Lamelle fein gezähnt
<i>Plusia chrysis</i>	Saccus schwach	äußere Lamelle des hohen Ringwalles in eine ventr. und dors., stark chitinisirte, halbringförmige Platte gegliedert, dors. mit den Muskelfortsätzen der Valv. verschmolzen; innere Lamelle fein gezähnt
<i>Heliotis dipsaceus</i>	Saccus kurz	Ringwall hoch, fein gezähnt
<i>Euclidia mi</i>		äußere Lamelle des Ringwalles allseitig stark chitinisirt
<i>Catocala paranymphe</i>	Saccus kurz, breit	Ringwall hoch
<i>Catocala nupta</i>	Saccus mäßig lang	äußere Lamelle und oberer Theil der inneren Lamelle ventral stark chitinisirt

äußere Lamelle des Ringwalles dors. und ventr. stark chitinisirt, innere Lamelle fein gezähnt

äußere Lamelle des Ringwalles ventral und lat. stark chitinisirt

äußere Lamelle des Ringwalles ventral stark chitinisirt; innere Lamelle fein gezähnt

äußere Lamelle des hohen Ringwalles in eine ventr. und dors., stark chitinisirte, halbringförmige Platte gegliedert, dors. mit den Muskelfortsätzen der Valv. verschmolzen; innere Lamelle fein gezähnt

Ringwall hoch, fein gezähnt

äußere Lamelle des Ringwalles allseitig stark chitinisirt

Ringwall hoch

äußere Lamelle und oberer Theil der inneren Lamelle ventral stark chitinisirt

tief, trichterförmig; weitere flache Randzone, enger Grund; an der Grenze beider Abschnitte ringwallartige Hautduplikatur. Größtentheils membranös, Penistasche und Basis des Penisstückes verwachsen

Valvae	Penis	XIIIc Scaphium	XIIIa Uncus
langgestreckt, von der Mitte der med. Wand entspringen gebogene Haken	Endstück mäßig weit, schwach gebog., Blindsack vorhanden, im D. ej. starker Zahn	ventrale Wand des Afterkegels mehr od. weniger stark chitinisirt. Scaphium fehlt	Uncus: langer ventr. gekrümmter Haken
schmal, langgestreckt; von der Mitte der Innenwand entspringt kurzer, schräg anal gerichteter, spärlich behaarter Fortsatz; Borstenkamm, Gelenkhöcker am Segmentgelenke	Endstück schwach gebogen, Blindsack lang		Uncus: am Ende aufgetriebener, dicht behaarter Haken
distal tief ausgeschnitten	Endstück geb., Blindsack kurz, D. ej. fein gezähnel	—	XIIIa: Dach des Afterkegels stark chitinisirt, Uncus: schnabelartig
distal drei gekrümmte Haken	Endstück weit, Blindsack kurz, im D. ej. zwei kräftige Dornen	—	Uncus: gebogener Haken
schmal, langgestr.; Borstenkamm am inneren analen Rand, gebogener Haken in der Mitte, behaarter Zapfen an der dorsalen Basis	Endstück schwach gebogen, Blindsack lang, im D. ej. langer Dorn	ventrale Wand des Afterkegels schw. chitinis., Scaphium fehlt	Uncus: ventral gekrümmter, spitzer dicht behaarter Haken
lang, messerartig; in Mitte der med. Wand anal gerichteter Fortsatz, dorso-basal langer, gebogener, spärlich behaarter Zapfen	Endstück ventr. gebog., Blindsack groß, im D. ej. gezähnelte Platte	—	Uncus: stark ventr. gekrümmter langer Haken
sehr schmal, dorsaler Gelenkhöcker an dem Segmentgelenke, Borstenkamm am inneren analen Rande	Endstück gerade, Blindsack, D. ej. fein gezähnel	—	Uncus: langer gebogener u. behaarter Haken m. stumpfer Spitze
distal tief gespalten	Endstück schwach gebogen, Blindsack kurz	—	in der dors. Wand des Afterkegels starke Spange, Uncus: leicht gebogener spitzer Haken
kompliziert gebaut, teilweise membranös, Innenwand mit Haken u. Vorsprüngen bewehrt, Gelenkhöcker am Segmentgelenke	Endstück lang, gerade, distal erweitert, Blindsack lang, dors. aufgebogen	—	Uncus: langer, gebogener Haken
Innenwand mit Fortsätzen bewehrt, Gelenkhöcker u. Muskelfortsätze	Endstück lang, dünn, Spitze ventr. gebogen, ventr. Rand vorgezogen, Blindsack lang, D. ej. fein gezähnel	—	Dach d. Afterkegels stark chitinisirt. Uncus: ventr. gebogener spitzer Haken

große, medial konkave, beweglich dem Hinterrande von XVII angehängte Klappen

Endstück, stark chitinisirtes Endstück, Abschnitt mit rinnenförmiger Basis, Ductus ejaculatorius schwelbar

Tabelle V.

Species	IV—XI	XII	Penistasche
<i>Abraxas grossulariata</i>		Saccus kurz	äußere Lamelle d. Ringwalles ventral ausbaucht
<i>Cabera exanthema</i>		Saccus lang	Penistasche u. Penisendstück basal größtentheils verschmolz., auch an der dors. Basis des Ringwalles starke Chitinablagerung
<i>Eugonia autumnaria</i>		lateral gegliederter Ring. Saccus paarig.	ventr. Rinne in zwei lange mit den Spitzen dors. gebogene glatte Stäbe ausgezogen
<i>Angeronia prunaria</i>			
<i>Biston stratarsius</i>			ventr. Hälfte des Ringwalles zu einem langen Fortsatz mit hakiger Spitze ausgewachsen, dors. Hälfte sattelförmig
<i>Boarmia repandata</i>			ventr. Rinne in zwei spitze Fortsätze ausgezogen, lat. flankirt von einer Reihe langer Borsten
<i>Selidosema ericetaria</i>			
<i>Diastictis artesiaria</i>	X stark reducirt zu schmaler ventr. u. dors. Spange, in der ventr. Partie d. Intersegmentalmembran zwischen X u. XI zwei vorstülpbare Taschen mit dichtem Haarbes. XII nur median stark chitinis.	schmal, later. zerfallen, schwache dors., stärk. ventr. Spange, Saccus schwach	ventrale Rinne nasenartig vorgezogen, lat. je zwei behaarte Warzen, dorsale feine gezähnelte Hälfte des Ringw. bildet Deckel vor der Penismündung
<i>Aspilates ochrearia</i>		lat. undeutlich geglied., Saccus kurz	
<i>Lythria purpuraria</i>		breiter, stark chitinisirter ventr. Halbring, an den dors. Ecken in starken Haken ausgezogen, Saccus fehlt	

einheitlich
Ring

Saccus schwach entwickelt
ventral-lateral
einheitlich.

äußere Lamelle
größtentheils membranös.
tief, trichterförmig, erweiterte, engerer schlauchförmiger Grund, größtentheils membranös. Äußere Lamelle des Ringwalles ventral stark chitinisirt. Penistasche und Basis des Penisendstückes verwachsen

Geometrae.

Valvae	Penis	<i>XIIIv</i> Scaphium	<i>XIIIa</i> Uncus
in zwei Stücke gegliedert, schmal. dors. Stab, großes ventral. Stück, medial m. Widerhaken bewehrt	Endstück stark chitinisirt, starker Sporn am Ende, Blindsack vorhanden	lat. den Enddarm umgreif. Spangen	Uncus: breite med. wenig vorgezog. Nase
mediale Wand dicht mit Borsten besetzt	Endstück lang, leicht gebogen, ventr. Rand vorgezogen, Blindsack kurz, im D. ej. drei längere Chitinstäbe	<i>XIIIv</i> membranös, Scaphium fehlt	Uncus: kräftiger, leicht gebogener Haken
an der Basis des verdickten dors. Randes Muskelfortsätze	Endstück lang, gerade, Blindsack kurz, im D. ej. starker Dorn	gelenkig mit <i>XIIIa</i> verbundene later. Spangen vereinigt sich ventr. zu einem reibeisenartigen Fortsatz	Uncus: ventr. gebog. langer Haken mit seitl. Verbreiterungen, flankirt von zwei niedrigen behaarten Wärzchen
kompliziert gebaut mit bas. dors. Muskelfortsätzen u. Gelenkköpfen	Endstück weit, kurz, gerade, im D. ej. krebscherenartiges Chitingerbilde	<i>XIIIv</i> membranös, Scaphium fehlt	anal gespalt. kappenartiger Uncus flankirt v. kräftigen ventr. gerichteten Fortsätzen
schräg anal-dorsal gerichtet. kräftige dorsobasale Muskelfortsätze	Endstück kurz, weit, Blindsack lang, D. ej. fein gezähnt	zwei lat. den Enddarm umgreifende Spangen vereinigt sich ventral-anal zu einer gebogenen Platte	Uncus: breite, distal gespaltene Nase
am dors. verdickten Rande basal kurze, starke Muskelfortsätze, an der med. Wand zwei an der Basis zusammenhängend. Haken	Endstück gerade; ventr. Rand lang vorgezogen, Blindsack kurz, im D. ej. stark gebog. Zahn	zwei ventr.-anal zu einem dreieckigen Stücke zusammenfließende Spangen	Uncus: kurzer beborsteter Haken
med.-anal. Rand dicht mit starken Borsten besetzt; kräftige dorsobasale Muskelfortsätze	Endstück gerade, ventr. Rand vorgezog., Blindsack kurz	<i>XIIIv</i> membranös, Scaphium fehlt	Uncus: spitz ausgezog. stark ventr. gebogene und behaarte Klappe
lang, schmal, mit weichem, von zahnartigem Fortsatz flankierten, behaarten Lappen endigend	Endstück leicht gebog., lang, im D. ej. fein gezähnt. D. ej. größeres gezähntes Chitingerbilde	Basis und ventrale Wand des Afterkegels stärker chitinisirt, Scaphium fehlt	Uncus: spitze Nase, lateral flankirt von zwei winzigen, lang behaart. Wärzchen
dorsobasal je ein Fortsatz, der an der Spitze zwei das Aftersegment überragende Borsten trägt, Borstenreihe an der med. Wand, dorsobasale Muskelfortsätze kurz	Endstück kurz, ventral. Rand in Form abwärts gebogener Lippe vorgezogen, im D. ej. zwei mit Zähnen besetzte Leisten	zwei laterale, ventr.-anal zusammenfließende Spangen	Uncus: gekrümmter Haken
auf stark chitinisirtem Basalstück häutiger Lappen mit feinen Härchen	Endstück wenig gebog., ventr. Rand vorgezog., im D. ej. starker Haken	ventral wenig stärker chitinisirte Analröhre, seitlich auf winzigen Erhebungen einige Borsten. Scaphium und Uncus fehlen	

große, beweglich am postsegmentalen Rande von *XII* hängende laterale Anhängelang, membranöser oraler Abschnitt mit rinnenförmiger Basis, stark chitinisirtes anales Endstück.
Ductus ejaculatorius schnellbar

Species	IV—XI	XII	Penistasche
<i>Lithostège farinata</i>		later. gegliedert, ventr.-lat. sehr breit, dorsal schmal, Saccus kurz u. breit	
<i>Lagris prunata</i>		lat. undeutlich geglied. Saccus kurz, breit	innere Lamelle d. Ringwalles fein gezähelt
<i>Cidaria montanata</i>	X stark reducirt zu schwacher, ventraler u. dorsaler Spange, in der Intersegmentalmembran zwischen X u. XI Haartaschen, die in Form langer fingerförmiger membranöser Säcke vorgestülpt werden können, XI größtentheils membranös, hufeisenförmige Chitinspange	Saccusmäßig lang	von der Basis der stark chitinisirten ventralen Wand des Ringwalles erhebt sich ein langer stark ventral gebog., an der aufgebogenen Spitze beborstet. Fortsatz, dors. Hälfte des Ringwalles m. Dornen besetzt
<i>Cidaria fluctuata</i>		Saccus schwach	

flache Randzone, engerer schlauchförmiger Grund, größtentheils membranös. Äußere Lamelle des Ringwalles ventral stark chitinisirt. Penistasche und Basis des Penisendstückes verwachsen

Tabelle VI.

Species	XII	Penistasche
<i>Cleodobia pertusalis</i>		äußere Lamelle des Ringwalles ventral stark chitinisirt
<i>Aglossa pinguinalis</i>	ventr.-lat. schmal, dorsal breit, Saccus kurz	Ringwall allseitig stark chitinisirt
<i>Asopia farinalis</i>		äußere Lamelle des Ringwalles ventral stark chitinisirt

lateral gelenkig unterbrochen

tief trichterförmig, größtentheils membranös etc. s. p. 606

Valvae	Penis	<i>XIIIv</i> Scaphium	<i>XIIId</i> Uncus
langer, glatter, am Ende in Borsten aufgelöster dors. Stab, größeres ventrales Stück mit starken Haken an der Medialseite, Muskelfortsätze umgreifen d. Penis dorsal	Endstück lang, dünn, ventr. gebog., Blindsack vorhanden		Uncus: ventral gebogener Haken
von der Mitte der med. Basis entspringt langer dorsal ragender Fortsatz, der am Ende ein Büschel dicht gestellter, am Ende verdickter Sinneshaare trägt, Muskelfortsätze den Penis dors. halbringförm. umgreifend	Endstück weit, leicht gebogen, Blindsack groß, im D. ej. büstenartiges Gebilde		Uncus: stark gebogener, spitz auslaufender Haken
zwei dors.-lat. stehende, dors.-med. gebogene und gedrehte glatte, lange Stäbe und ventral ein aus breiter Basis sich verzweigender behaarter Anhang	Endstück weit, wenig gebogen, Blindsack groß, im D. ej. Borsten und Zähnechen	ventrale Wand des Afterkegels mäß. stark chitinisirt, Scaphium fehlt	Uncus: stark ventr. gebogener langer Fortsatz
einfach, am Ende seicht ausgeschnitten	ähnlich wie bei <i>Montana</i>		Uncus: dünner gebogener Haken

 große, beweglich am postsegmentalen Rande von *XII* hängende laterale Anhänge

lang, membranöser oraler Abschnitt mit rinnenförmiger Basis, stark chitinisirtes Endstück. Ductus ejaculatorius schwellbar

Pyralidina.

Valvae	Penis	<i>XIIIv</i> Scaphium	<i>XIIId</i> Uncus
flügelartig, dorsobasale Muskelfortsätze	Endstück weit, kurz gerad., Blindsack lang, ventral gerichtet, im D. ej. starker Chitinstift	zwei mit <i>XIIId</i> gelenkig verbundene laterale Spangen verschmelzen ventral zu einem lang. dorsal gebogenen Haken	schmale behaarte Kappe, basal in ventral ziehende Spangen verlängert
flügelartig, dicht behaart	Blindsack zweimal so lang als das Endstück, leicht gebogen, im Grunde d. D. ej. langer Chitinzahn, Mündungszone fein gezähnel	langer, ventral gekrümmter Fortsatz mit dorsal gebog. Spitze, basal zwei laterale Gelenkhöcker	gerade, kurz behaart. Kappe, lat.-basale Spangen artikular. mit <i>XIIIv</i>
dicht behaarte Klappen	Endstück kurz, Blindsack zweimal so lang, stark ventr. gebogen, im D. ej. starker Chitinstab	zwei gelenkig mit <i>XIIId</i> verbundene laterale Spangen sind ventr. zu einem langen gebogenen Fortsatz mit aufgekrümmter Spitze verwachsen	kappenart., behaart. basallaterale Spangen

 große bewegliche Anhänge des postsegmentalen Randes von *XII*

lang, membranöser oraler Abschnitt mit rinnenförmiger Basis, stark chitinisirtes Endstück. Ductus ejaculatorius schwellbar

Species	XII	Penistasche
<i>Noctuumorpha normalis</i>	allseitig schmal, Saccus kurz	Ringwall allseitig stark chitinisirt, gezähzelt
<i>Ephelis cruentalis</i>	Saccus schwach	
<i>Odontia dentalis</i>	Saccus fehlt	Ringwall hoch
<i>Botys monticolalis</i>	Saccus kurz	
<i>Catachysta lemnata</i>		dors. fein gezähzelt, deckelartig über Penismündung hängend
<i>Ancylolomia palpella</i>	Saccus paarig	starke ventrale Rinne
<i>Crambus pratellus</i>	Saccus kurz	
<i>Pempelia fusca</i>	XIIv große rechteck. Platte, dors. schmaler Halbring, Saccus fehlt	obere Ecken der Rinne mit je einem Wäzchen besetzt
<i>Eucarphia gilveolella</i>	XIIv flache Platte, Saccus paarig	an der halbringförmigen Rinne lateral niedrige behaarte Warzen
<i>Myelois cribrum</i>	allseitig gleich breit, Saccus sehr schwach	Rinne mit seitlichen Warzen
<i>Galleria mellonella</i>	einheitlich, ventr. schmal, dorsal breit, Saccus kurz	

äußere Lamelle des Ringwalles ventral rinnenartig chitinisirt

tief trichterförmig, größtentheils membranös, Übergangszone des Randabschnittes in den engeren Grund ringwallartig erhoben, Penistasche und Penisendstück basal verwachsen

Tabelle VII.

Species	XII	Penistasche
<i>Teras hastiana</i>	allseitig schmal, Saccus fehlt	breite, ventral-mediale Stützs- spange

Ringwall fehlt
tief, trichterförmig, membranös, weit, Randzone, enger Grund, Penistasche und Penisendstück basal verwachsen

Valvae	Penis	<i>XIIIv</i> Scaphium	<i>XIIIa</i> Uncus
abgerundet	Endstück lang, gerade, weit, Blinds. schwach, dors. Wand des D. ej. fein gezähnt	kegelförmig, stark chitinisirt	
verdickter dors. Rand mit starkem Dorn am Ende	Endstück halbkreisförmig, Blindsack lang	zwei an der Gelenkspalte von <i>XII</i> artikulierende laterale Spangen vereinigen sich ventr. zu einer dorsal gebogenen Spitze	aufgebogene behaarte Nase
dicht behaarte Klappen	Endstück schwach gebogen, Blindsack kurz	zwei an der Spitze zusammenfließend. Stäbe	dicht behaart. Kappe
flügelartig, mediobasal. Haken, Muskelfortsätze	Endstück lang, dünn, wenig gebogen, distal rechts ein Haken, Blindsack fehlt	<i>XIIIv</i> schwach chitinisirt	ventr. gekrümmter Anhang mit oral gerichtet. Borsten
dorsalanal. Rand wenig ausgeschnitten	Endstück gerade, Blindsack lang, im D. ej. starke Chitinborsten	gebogener, dorsal m. Widerhaken bewehrter Anhang	schmäler, länger, wenig ventr. gebogener Anhang
flügelart., schräg anal, dors. gerichtet, dicht behaart	Endstück kurz, weit, Blindsack	schnabelartig	
dors. Rand ausgeschnitten	Endstück kurz, weit, Blindsack lang, ventr. gebogen	glatt, am Ende wenig aufgetrieben	zugespitzt, behaart
dreieckig, dors. Rand verdickt, med. stark chitinisirter Haken	Endstück gerade, im D. ej. langer Chitinstab	zwei kurze laterale Spangen vereinigen sich ventr. zu einem Zahn	am Ende gegabelt
lang, schmal, in der Mitte der med. Wand ein Zapfen, anal davon ein Büschel langer Haare	Endstück weit, Blindsack, im D. ej. langes Chitingebilde	kurzes Spitzchen	einem Entenschnabel ähnlich
flügelartig, dorsaler Rand verdickt, dicht behaart	Endstück weit, gerade, Blindsack kurz, im D. ej. stark gezähneltes Chitingebilde	auf basalem Halbring, med. unpaarer Haken	länglich, dicht behaart
schräg analdorsal gerichtet	Endstück kurz, weit, Blindsack lang, mit solidem Anhang, D. ej. fein gezähnt	<i>XIIIv</i> stark chitinisirt	in zwei Spitzen gespalten

dorsobasale Gelenkhöcker am Segmentgelenke

 große bewegliche Anhänge des postsegmentalen Randes von *XII*

dorso-basaler Gelenkhöcker am Segmentgelenk

 lang, membranöser oraler Abschnitt mit rinnenförmiger Basis, stark chitinisirtes Endstück.
Ductus ejaculatorius schwellbar

Tortricina.

Valvae	Penis	<i>XIIIv</i> Scaphium	<i>XIIIa</i> Uncus
distal gedreht, ventral. Rand verdickt, dicht behaart	Endstück kurz, stark gebogen, Blindsack lang, im D. ej. vier Chitinstitute	stark gebogene zungenartige Platte	kappenartig, lat. in ventral herunterhängende dünne Platten m. dichtem Haarbesatz verlängert

große, beweglich etc. s. p. 609

lang, membranöser oraler Abschnitt etc. s. p. 609

Species	XII	Penistasche
<i>Tortrix podana</i>	Saccus kurz	ventr.-med. Stützspanne winklig geknickt, mit Penisbasis fest verwachsen
<i>Cheimatophila tortricella</i>	ventr.-med. in postsegm. Fortsatz ausgezogen, Saccus lang	äußere Lamelle des Ringwalles ventral sehr stark chitinisirt, lateral-anal verlängert
<i>Penthina saliella</i>		
<i>Grapholitha foenella</i>	Saccus kurz	
<i>Steganoptycha signatana</i>	Saccus winzig klein	

Tabelle VIII.

Species	IV—XI	XII	Penistasche
<i>Euplocamus anthracinalis</i>	—	Einheitlicher, ventr.-later. schmaler, dors. breiterer Ring, Saccus fehlt	
<i>Nemophora Swammerdamella</i>	—	lat. gegliedert, XII d. schmaler Halbring, XII v. große, oral verlängerte Platte mit aufgebogenen later. Rändern, Saccus fehlt	ventr. Partie der Randzone erhebt sich zu einer halbringförmig. Falte mit stark chitinisirter ventr. Lamelle
<i>Adela Degeerella</i>	—		
<i>Nematois Latreillelus</i>	—		
<i>Hyponomeuta cognaticella</i>	lat. Wand von XI trägt große flügelartige Anhänge	Einheitlicher, ventr. schm. dors.-lat. breiterer Ring, Saccus lang, dors. gebog.	Ringwall ventral-anal spitz ausgezogen
<i>Semioscopis strigulana</i>	—	ventral schmal, dorsal breit, Saccus kurz	ventrale Rinne anal in zwei dicht behaarte Haken ausgezogen

Ringwall fehlt, ventral-med. Stützspanne mit Penisbasis verwachsen

Ringwall fehlt

lat. undeutlich gegliedert

Ringwall fehlt, ventral-med. Stützspanne mit Penisbasis verwachsen

tief, trichterförmig, membranös, weitere Randzone, enger Grund, Penistasche und Penisendstück basal verwachsen

ventr. äußere Lamelle des Ringwalles stark chitinisirt

tief, trichterförmig, membranös, erweiterte flache Randzone, engerer Grund, Penistasche und Penisendstück basal verwachsen

Valvae	Penis	XIIIe Scaphium	XIIId Uncus
ventr. verdickter Rand in gekrümmten Haken ausgezogen, größere dors. Partie der med. Wand dicht mit langen Sinneshaaren besetzt, Muskelfortsätze am Ende in zugespitzten. median gebogen. Zipfel verlängert med. Wand dicht mit starken Borsten be- setzt, sehr schräg gestellt den After überragend, beilähnl., basal-med. Zahn, anal-medial. Borsten sehr schräg gestellt. basal-ventral. Rand ausgeschnitten, med. dicht beborstet	Endstück stark gebog., ventr. Rand vorgezog., m. Dorn besetzt, Blind- sack stark gebogen, im D. ej. Bündel feiner dichtgestellt. Stäbchen Endstück lang, schwach gebogen, ventr.-dist. Wand mit starken Zähnen besetzt, Blindsack kurz, im D. ej. Chitinstifte Endstück kurz, Blind- sack fehlt Endstück kurz u. weit, Blindsack fehlt Endstück kurz, weit, ventr. Rand vorgezog. im D. ej. Bündel langer Chitinstifte mit ventr. gebogenen Spitzen, Blindsack fehlt	kurze Spitze zwei an der Spitze zu einem gebog. Haken verwach- sene Spangen XIIIv: ventr. Wand des Afterkegels schwach chitinisirt, Scaphium fehlt » vent. Wand d. After- kegels schwach chitinisirt in Form zweier dünner Spangen	stark ventr. gebog. Haken zugespitzt., schwach chitinisirte Nase niedriger, behaarter Saum, mediodorsal in stumpfen, mäßig langen Fortsatz ausgezogen niedriger, behaarter Saum, mediodors. Zipfel sehr kurz stark chitinisirte be- haart. Kappe, über- ragt von gekrümm- tem Haken

Tineina.

Valvae	Penis	XIIIe Scaphium	XIIId Uncus
starke, über dem Penis verwachsene Muskel- fortsätze Spitzen med. gekrümmt. am ventr.-anal. Rande dicht behaarter Haken, am med.-anal. Rande Borstenkamm kurze, spitz konische Zapfen kurze, stumpf konische Zapfen halbmondförmig, medial dicht und lang anliegend behaart, starke dorso- basale Muskelfortsätze dorsal verschmälert, ver- dickter ventr. Rand in einem spitzigen Fortsatz endigend	Endstück klein. am Ende in enges ventr. geneigtes Rohr ver- längert Basis des Endstückes wenig dors. gebogen, Blindsack kurz, D. ej. fein gezähnt Endstück lang, dünn, Blindsack kurz, im D. ej. feine Zähne Endstück sehr lang, distal in mehr. Zipfel ausgezogen, Basis wenig aufgetrieb., Blindsack fehlt, im D. ej. feine Zähne und lange Stifte Endstück halbkreisförmig. gebogen, an der Basis aufgetrieb., Blindsack fehlt, im D. ej. langer Chitinstift	ventrale Wand des Afterkegels stark chitinisirt zwei lat. zu einem kurzen Stiften anal verschmolz. Spangen zwei kurze glatte Spitzen kurzes Stiften zwei mit Widerhaken besetzte kurze Fortsätze an der Oberseite ge- zähnte Platte	zwei behaarte, am Ende ausgeschnit- tene Anhänge auf gemeinsamer Basis zwei kleine flügel- artige Anhänge zwei niedr. Warzen am Ende gespaltene Kappe von einer dachartig. Kappe ziehen zwei spitze behaarte Haken weit ventr. einem kappenartig. Stück sitzen lateral zwei am Ende ver- breiterte behaarte Fortsätze an

Species	IV—XI	XII	Penistasche
<i>Psecadia pusiella</i>	—	allseitig schmal, Saccus schwach	äußere Lamelle des Ringwalles allseitig stark chitinisirt; lat. kurze beborstete Zapfen nahe der Valvaebasis
<i>Nothris verbascella</i>	—	Saccus kurz	Ringwall membranös
<i>Topentis barbella</i>	—	Saccus klein, ventr. entwickelt	äußere ventr. Lamelle des Ringwalles stark chitinisirt und in zwei lange glatte Fortsätze verläng.
<i>Chaulodius Illigerellus</i>	—	Saccus fehlt	Ringwall allseitig stark chitinisirt
<i>Butalis chenopodiella</i>	XIe große, stark chitinisirte Platte, postsegment. Rand med. in zwei lange dors. gebog. Fortsätze verlängert	Saccus groß, ventr. entwickelt	Ringwall fehlt, Penistasche verengert sich allmählich, ventr.-medial Stützspanne mit Penis fest verwachsen
<i>Butalis cuspidella</i>	XIe große, anal med. verlängerte u. ausgeschnittene Platte	Saccus ventral entwickelt	
<i>Butalis noricella</i>	XIe klappenartig verlängert	Saccus schwach	

ventral-lateral schmal, dorsal breit
lateral gegliedert

tief, trichterförmig, membranös, erweiterte flache Randzone, engerer Grund.
Penistasche und Penisendstück basal verwachsen

Tabelle IX.

Species	XII	Penistasche
<i>Micropteryx calthella</i>	postsegm. Rand lat.-dors. jederseits in Form eines am Rande m. Widerhaken besetzten Lappens ausgezogen	Ringwall kegelförmig allseitig stark chitinisirt, eben so d. angrenz. Partie der Randzone
<i>Micropteryx Thunbergella</i>	postsegm. Rand dors. in kleineren, lang behaarten u. mehr lateral. längeren, med. mit Borsten u. Widerhaken besetzten Fortsatz ausgezogen	

tief, trichterförmig. erweiterte Randzone, eng. Grund; an der Grenze beider Abschnitte ringwallartige Erheb. d. Taschengrundes, größtentheils membranös

Valvae	Penis	<i>XIIIv</i> Scaphium	<i>XIIIa</i> Uncus
in größeren dorsal und kleineren ventr. Zipfel gespalten, beide mit langen Haaren dicht und anliegend besetzt	Endstück kurz u. weit, Blindsack lang, ventr. gebogen	ventr. Wand des Afterkegels stark chitinisirt, ventral. Afterlippe in kurzen bedornt. Zapfen verlängert, Scaph. zwei bedornete bas. Fortsätze	zwei gebog. Haken
niedriger am Segmentgelenke jederseits in langen behaarten Fortsatz verlängerter Saum, ventral davon zwei fußförmige mit Zähnchen besetzte Gebilde	Basis des Endstückes aufgetrieben, distal aufwärts gebogen	starker, scharf gekrümmter Haken	langgestr. Kappe
flügelartig	Endstück stark gebog., Blindsack lang, im D. ej. stark. Chitingebilde	ventrale Wand des Afterkegels stark chitinis., anal-med. spitz ausgezogen	gekrümmter behaarter Haken
auf breiter Basis zwei Endäste, glatter dors. und behaarter ventr.	Endstück weit, gebog., Blindsack vorhanden, im D. ej. großer Chintzahn	—	langer, ventral gebogener Haken
flach, am Ende gedreht	Endstück dünn, wenig gebogen, ventr. gerichtet	langer, spitzer, ventr. gerichteter Haken	zwei stumpfe Fortsätze
flügelartig		ventral gerichteter Dorn	zwei behaarte Fortsätze
sehr lang u. schmal mit gedrehten Spitzen, ventr. Ränder in der Mitte verwachsen, so dass ein Loch zum Durchtritt d. Penis an der Basis frei bleibt, hinter dem zwei Höcker auf der Verwachsungsnaht stehen	Endstück lang, dünn, ventr. gebog., Blindsack kurz	ventrale Wand des Afterkegels stark chitinisirt	zwei behaarte fußförmige Gebilde

große, bewegliche Anhänge des postsegmentalen Randes von *XII*

Endstück, stark chitinisirtes Endstück.
Basis, stark chitinisirtes Endstück.
Ductus ejaculatorius schwellbar

Micropteryginen.

Valvae	Penis	<i>XIIIv</i> Scaphium	<i>XIIIa</i> Uncus
basal und distal verdickt, medial-anal mit Borsten besetzt	distal gespalten in ventrale Spitze und dorsales Rohr	Penisendstück stark chitinisirtes, gerades, an der Basis wenig aufgetriebenes Rohr. Ductus ejacul. schwellbar	zwei lat. bas.-dors. verb. Klappen
sehr lang, stark dors. gebogen, kurze, dorsobasale Muskelfortsätze	am Ende in ventr. Spitze ausgezogen, D. ej. fein gezähnt	<i>XIIIv</i> membranös, Scaphium fehlt	schwache dors. innerhalb <i>XII</i> liegende gewölbt. Platte

lange, schmale, dorsal gebogene ventrale Anhänge
bewegliche Anhänge des postsegmentalen Randes von *XII*

Species	XII	Penistasche
<i>Micropteryx Sparmannella</i>	postsegm. Rand ventral-med. ausgeschnitten	mäßig stark chitinisierter, allseitig sehr breiter, ventr.-oral jederseits verlängerter Ring. Saccus fehlt
<i>Micropteryx fastuosella</i>	ventr.-med. Ausschnitt des postsegm. Randes breit, median zungenartig vorgezogen	ventr. Wand des Ringwalles ringenförmig stark chitinisirt, gezähnelt
		tief, trichterförmig, erweiterte Randzone, engerer Grund; an d. Grenze beider Abschnitte ringwallartige Erhebung des Taschengrundes, größtentheils membranös

Tabelle X.

Species	XII	Penistasche
<i>Platyptilia ochrodactyla</i>		Stützspange mit einem blindsackartigen Auswuchs der Penismitte verwachsen
<i>Oxyptilus hieracii</i>		Stützspange geknickt, der Penisisbasis angewachsen
<i>Mimaeseoptilus miantodactylus</i>		Stützspange der Penismitte angewachsen
<i>Leioptilus Inulae</i>		Endfortsätze gedreht
<i>Acipitila xanthodactyla</i>	lateral gegliederter, ventral-lat. schmaler, dorsal breiterer Ring, Saccus: schwache, ventral-anale Tasche	Endfortsätze hakenförmig gekrümmt
<i>Acipitila silodactyla</i>		Endfortsätze zipfelförmig
<i>Alucita hexadactyla</i>		

Ringwall fehlt, ventral-med. mit Penis verwachsene Stützspange

äußere ventrale Lamelle des Ringwalles ringenförmig, am Ende in zwei Fortsätze ausgezogen

tief, trichterförmig, weite Randzone, enger Grund, membranös, Penistasche und Penisendstück basal verwachsen.

Valvae	Penis	<i>XIIIv</i> Scaphium	<i>XIIIa</i> Uncus
kleine, dorsal-lateral auf stark chitinisirtem Segmentvorsprung lagernde Platte, medial beborstet	auf einheitlicher Basis ein scharfkantiger, langer, in seiner mittleren Partie gedrehter Chitinstab und eine gleich lange dorsale, vom D. ej. durchzogene Röhre	<i>XIIIv</i> membranös, Scaphium fehlt	<i>XIIIa</i> membranös, Uncus stumpf kappenförmig

Pterophorinen und Alucitinen.

Valvae	Penis	<i>XIIIv</i> Scaphium	<i>XIIIa</i> Uncus
Innenseite dicht, anliegend behaart	Endstück weit, ventraler Rand vorgezogen, D. ej. gezähnt	membranös	ventral gekrümmter, längerer oder kürzerer Haken mit spärlicher Behaarung
oval, flügelartig	Endstück lang, leicht gebogen, aus weiter Basis sich verjüngend, dors.-basal vorgezogen		
flügelartig, med. Wand dicht und anliegend behaart	Endstück aus weiter Basis sich allmählich verjüngend, Blindsack weit, D. ej. fein gezähnt		
rechte V. mit spitzem Fortsatz an der med. Seite, linke an d. gleichen Stelle mit Haarbüschel. An der lat. Basis jederseits ein Büschel langer Haare	Endst. kurz, Blindsack lang		
am dors.-anal. Rande beider V. lappenförm. Anhänge. Von der med. Wand der linken V. geht ein in seinem basalen Theile schlingenförmig gedrehter, die V. an Länge übertreffender glatter Stab aus; fehlt links	Endstück gebogen, am Ende korkzieherartig gedreht, Blindsack lang, nach rechts gebog.		
flügelartig, an der lat. Basis jederseits 1 Haarbüschel. An der med. Wand, nahe dem ventr. Rande dors. gerichteter Haken	Endstück gebogen, Blindsack lang, nach links gebogen	zwei lat. den Enddarm umgreifende Spangen vereinigen sich ventr. zu einem langen abwärts gebogenen, am Ende löffelförmig verbreiterten und auf gekrümmten Haken	Langgestreckte, rinnenförm. Kappe
schräg anal.-dors. gerichtet, stumpfe Spitzen dicht und lang behaart	Endstück kurz, gerade, Blindsack sehr lang, im D. ej. stärkere Chitinablagerung		

Litteraturverzeichnis.

1. HEROLD, Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge. 1815.
2. PH. H. GOSSE, On the Clasping-organs auxiliary to Generation in certain Groups of the Lepidoptera. Trans. of the Linn. Soc. of London. II. Zool. V. 1. 1877.
3. CHOLODKOWSKY, Über den Geschlechtsapparat von *Nematois metallicus* Pod. Diese Zeitschr. Bd. XLII. p. 559. 1885.
4. C. SPICHARDT, Beitrag zu der Entwicklung der männlichen Genitalien und ihrer Ausführwege bei Lepidopteren. Verh. naturf. Ver. Rheinlande etc. Bd. XLIII. p. 1. 1886.
5. F. BUCHANAN-WHITE, Of the Male Genital Armature in the European *Rhopalocera*. Transact. of the Linn. Soc. of London. II, 1. Zool. p. 357. 1889.
6. H. STICHEL, Kritische Bemerkungen über die Artberechtigung der Schmetterlinge. I. *Catonephele* et *Nessaea* Hbn. Berl. Ent. Zeitschr. Bd. XLIV. 1899.
7. O. HOFFMANN, Die deutschen Pterophorinen. Ber. d. naturw. Ver. Regensburg 1894/1895.
8. PEYTOUREAU, Contribution à l'étude de la Morphologie de l'armure génitale des Insectes. p. 152. 1895.
9. VERNON u. BISSON, Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge und der Nebendrüsen beim männlichen Geschlechtsapparat von *Bombyx mori*. Diese Zeitschr. Bd. LXI. p. 318. 1896.
10. H. STITZ, Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren. Zool. Jahrb. Abth. Anat. u. Ontog. Bd. XIV. 1900.
- 11a. E. ZANDER, Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXVII. p. 461. 1900.
- 11b. E. ZANDER, Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Trichopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXX. p. 192. 1901.
12. V. KLINKHARDT, Beiträge zur Morphologie und Morphogenie des männlichen Genitalapparates der *Rhopaloceren*. Dissertation. Erlangen 1900.
13. POLJANEC, Zur Morphologie der äußeren Geschlechtsorgane bei den männlichen Lepidopteren. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. XIII. 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Für sämtliche Figuren gültige Bezeichnungen:

<i>A</i> , After;	<i>Lm</i> , Lateralmembran;	<i>Saf</i> , postsegmentale Fortsätze des Saccus;
<i>Bl</i> , Blindsack des Penis;	<i>m</i> , Muskeln;	<i>Sc</i> , Scaphium;
<i>d</i> , Rückenschuppe;	<i>P</i> _{1, 2, 3} , Theile des Penis;	<i>St</i> , ventral-mediane Stützs- pange des Penis;
<i>D.ej</i> , Ductus ejaculatorius;	<i>Pt</i> _{1, 2} , Abschnitte der Penist- tasche;	<i>U</i> , Uncus;
<i>Ed</i> , Enddarm;	<i>Rw</i> , Ringwall;	<i>v</i> , Bauchschuppe;
<i>F</i> , postsegmentale Fortsätze von <i>XIv</i> ;	<i>Rwf</i> , Fortsätze des Ring- walles;	<i>v.d</i> , Vas deferens;
<i>Gt</i> , Genitaltasche;	<i>Sa</i> , Saccus;	<i>V</i> , Valva.
<i>Is</i> , Intersegmentalmembr.		

In allen Figuren bedeutet:

blau: Penis; roth: Valva; violett: Ductus ejaculatorius.

Tafel XXIX.

Fig. 1. Hinterleibsende von *Parapoynx stratiotaria*. Vergr. 40:1. Die Pfeile bezeichnen die Schnittstellen der Querschnitte Fig. 10 a und b.

Fig. 2. Geschlechtsapparat von *Apatura Iris*, linke Hälfte des zwölften Segmentrings und linke Valva weggeschnitten. Vergr. 13:1.

Fig. 3. Geschlechtsapparat von *Rhodocera rhamni*, linke Hälfte des zwölften Segmentrings und linke Valva weggeschnitten. Vergr. 20:1.

Fig. 4. Geschlechtsapparat von *Lasiocampa ilicifolia*. Vergr. 22:1.

Fig. 5. Hinterleibsende und Geschlechtsapparat von *Lasiocampa potatoria*, linke Hälfte von XI weggeschnitten. Vergr. 15:1.

Fig. 6. Hinterleibsende und Geschlechtsapparat von *Bombyx rubi*, linke Hälfte des elften Segmentrings und des Saccus abgetragen. Vergr. 15:1.

Fig. 7. Geschlechtsapparat von *Cidaria montanata*, linke Valva weggeschnitten. Vergr. 30:1.

Fig. 8. Hinterleibsende und Geschlechtsanhänge von *Micropteryx fastuosella*. Vergr. 55:1.

Fig. 9. Geschlechtsapparat von *Micropteryx Thunbergella*. Vergr. 55:1.

Fig. 10 a. Querschnitt durch den rinnenförmigen Basaltheil des Penis und der Penistasche von *Parapoynx* in der Gegend des Pfeiles 2 in Fig. 1.

Fig. 10 b. In der Gegend des Pfeiles 1 in Fig. 1. Vergr. 140:1.

Fig. 11—16 u. 18. Konstruktionsmodelle zur Entwicklung der männlichen Geschlechtsanhänge von *Parapoynx stratiotaria*.

Fig. 11. Stadium II, rechte Hälfte. Vergr. 100:1. H, Hals der Tasche.

Fig. 12. Stadium III, rechte Hälfte. Vergr. 95:1.

Fig. 13. Stadium IV, rechte Hälfte. Vergr. 55:1.

Fig. 14. Stadium IV, von außen gesehen. Vergr. 40:1.

Fig. 15. Stadium V, von außen gesehen. Vergr. 40:1.

Fig. 16. Stadium V, rechte Hälfte. Vergr. 55:1.

Fig. 17. Querschnitt durch die rinnenförmige Penisbasis. Vergr. 200:1.

Fig. 18. Stadium VI, rechte Hälfte. Vergr. 55:1.

Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken.

II. Die Entwicklung der Radula bei den Gastropoden.

Von

H. Schnabel

aus Frankfurt a. Main.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel XXX—XXXII.

Einleitung, Material, Methode.

Vorliegende Arbeit ist die Fortsetzung der im 70. Band eben dieser Zeitschrift erschienenen Arbeit von G. ROTTMANN über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Cephalopoden. Ich habe bei meinen Untersuchungen zunächst unsre einheimischen Gastropoden berücksichtigt, und zwar untersuchte ich von den Pulmonaten eingehend *Planorbis corneus* und *Limnaeus stagnalis*. Außerdem zog ich von den Landpulmonaten folgende Formen zum Vergleich heran: *Helix pomatia*, *Limax maximus* und *Succinea putris*. Hierzu kam noch von den Prosobranchiern *Paludina vivipara* und außerdem von Pteropoden vergleichsweise *Pneumonoderma mediterraneum* und *Sponchiobranchaea australis*.

Den Verlauf der eigentlichen Zahnbildung studirte ich für die Pulmonaten im Wesentlichen an *Planorbis corneus* und *Limnaeus stagnalis*, von denen mir in genügender Menge Material zu Gebote stand. Für die Untersuchungen betreffs des ersten Auftretens der Odontoblasten erwiesen sich in Folge ihrer bedeutend größeren Zellelemente die Landpulmonaten als günstigere Untersuchungsobjekte. Diese Verhältnisse studirte ich vornehmlich an *Succinea putris*. Bei *Paludina vivipara* konnte ich mich nicht nur auf Kontrolluntersuchungen beschränken, da bei ihr die Verhältnisse der Zahnbildung wesentlich anders liegen und außerdem eine eingehende, speciell die Radulabildung bezüglich deren Embryonalentwicklung behandelnde

Untersuchung (VON BLOCH) vorliegt, deren Ergebnisse jedoch von ROTTMANN in Zweifel gezogen wurden.

Ich will gleich hier erwähnen, dass ich in Anbetracht dessen, dass ROTTMANN seiner Arbeit eine Litteraturübersicht vorausgeschickt hat, von einer solchen meinerseits abgesehen und mich darauf beschränkt habe, an den einzelnen Punkten die entsprechenden Ansichten der früheren Autoren anzuführen.

Zur Fixirung meines Materials erwies sich HERMANN'sche Lösung als besonders günstig. Sublimat, in heißer sowohl wie in kalter Lösung, konnte ich hingegen nicht verwenden, da diese Konservierungsflüssigkeit stets starke Schrumpfung hervorrief.

Außer an Sagittal- und Querschnitten stellte ich meine Untersuchungen auch an Totalpräparaten der herauspräparirten Radula an. Letztere gewann ich durch Behandlung mit verdünnter Kalilauge, besonders aus dem mit Sublimat konservirten Material, bei dem sich das Herauspräpariren der Radula sehr einfach gestaltete, das sich aber zur Herstellung von Schnittpräparaten nicht eignete.

Um eine genaue Orientirung der Embryonen zu ermöglichen, die besonders zur Herstellung guter Sagittalschnitte ganz unbedingt nötig war, wandte ich die von R. W. HOFFMANN im 15. Bande der »Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie« angegebene und im hiesigen Institut viel verwendete, äußerst brauchbare Nelkenölkollodiummethode mit Erfolg an. Zu diesem Zwecke hellt man die Objekte in Nelkenöl auf, bringt sie sodann auf ein kleines Glasplättchen und bedeckt sie vollständig mit einem Tropfen Nelkenölkollodium, das zu gleichen Theilen aus Nelkenöl und Kollodium besteht. Hierauf ertheilt man den Objekten mittels Präparirnadel unter dem Mikroskop die gewünschte Lage, die sie in Folge der zähflüssigen Beschaffenheit des Nelkenölkollodiums unverändert beibehalten, und bringt die Glasplättchen zum Erhärten der Einbettungsmasse in reines Xylol. In diesem verbleiben sie so lange, bis die Anfangs eintretende Trübung verschwindet und das Nelkenölkollodium sich wieder vollkommen aufhellt. Nunmehr kommen die Gläschen, das Objekt nach oben, in geschmolzenes Paraffin und bleiben einige Zeit im Ofen stehen. Um ein leichtes Ablösen der Glasplättchen von den eingebetteten Objekten zu ermöglichen, lässt man das eingebettete Material längere Zeit in kaltem Wasser stehen. Bei dem Ablösen der Glasplättchen ist jedoch jede Anwendung von Gewalt sorgfältig zu vermeiden, da sonst ein Ausspringen der Objekte aus dem Paraffin stattfindet und ein neues Einbetten nöthig wird.

Diese Einbettungsweise bereitete auch dem Schneiden keine Schwierigkeiten, so dass ich für meine gesammten Untersuchungen stets lückenlose Schnittserien von 5 μ herstellen konnte.

Die Färbungsmethode der Schnitte möchte ich etwas genauer angeben, da hierauf das Gelingen der Untersuchung beruht, wie schon ROTTMANN hervorgehoben hat. Ich bediente mich ebenfalls der von ihm angewandten Doppelfärbung. Hierbei färbte ich die Präparate mit gewöhnlichem alkoholischen Hämatoxylin oder nach der HEIDENHAIN'schen Methode vor und brachte sie sodann auf 1 oder 2 Minuten in eine alkoholische Lösung von Bismarckbraun. Nur zur Feststellung der einfachen, noch nicht mit Zähnen besetzten Basalmembran von *Paludina vivipara* lieferte auch dieses Nachfärben mit Bismarckbraun noch keine genügenden Resultate, da es sowohl das Eiweiß wie auch die Substanz der

jungen Radula braun färbt. Ich wandte daher in diesem Fall eine von meinem Freunde KÖHLER ausprobierte Färbung mit wässrigem Pikronigrosin an, wobei sich die Radula selbst blau färbte, während das in der Radulatasche enthaltene und in vielen Fällen äußerst störend wirkende Eiweiß eine blassgrüne Färbung annahm.

An dieser Stelle möchte ich sodann noch kurz erwähnen, dass ich beim Vorfärben der HEIDENHAIN'schen Methode unbedingt den Vorzug gebe gegenüber dem gewöhnlichen alkoholischen Hämatoxylin, da sie bedeutend klarere Bilder liefert. Während nämlich bei Verwendung von gewöhnlichem Hämatoxylin und darauffolgendem Nachfärben mit Bismarckbraun auch die Zellen selbst eine mehr oder minder intensive Braunfärbung annehmen, ist dies bei Anwendung der HEIDENHAIN'schen Methode nicht der Fall, so dass in letzterem Fall die Zellgrenzen bedeutend schärfer hervortreten, was besonders bei den Untersuchungen über die Entstehung der Odontoblasten von Vorthail war.

Bau der Radula bei den Gastropoden.

Die für alle cephalophoren Mollusken, also auch für die Gastropoden so charakteristische Radula bedeckt als dünne, aus Chitin oder Conchin bestehende und die eigentlichen Zähne tragende Membran die muskulöse Zunge. Ihr hinteres Ende liegt nicht wie ihr Vorderende frei zu Tage, sondern ist in eine hintere Ausbuchtung der Pharyngealwand, die Radulatasche, eingeschlossen, deren hinteres Ende den eigentlichen Bildungsherd der Radula vorstellt. Die Radulatasche ist bei den meisten Mollusken kurz und ragt papillenartig aus der ventralen und hinteren Muskelwand des Pharynx hervor. Nur bei vielen Prosobranchiern finden wir eine lange, schmale und weit in die Kopf-, ja Leibeshöhle hineinragende Radulatasche, die zuweilen sogar länger als das ganze Thier sein kann.

Die Radula besitzt keine eigene Bewegung, sondern ist vollständig von den Bewegungen der ganzen Zunge, der sie aufliegt, abhängig.

Die Radula ist eine längliche, durchsichtige Membran, die stets länger als breit ist. So weit ihr hinteres Ende von der Radulatasche eingeschlossen ist, sind ihre seitlichen Ränder nach oben gebogen und bilden so einen Halbkanal oder eine Rinne. Ihr vorderer Theil dagegen bedeckt die Zungenspitze als eine leicht konvexe Platte. Der Oberfläche dieser Membran sitzen nun, mit ihr innig verbunden, die eigentlichen Zähne auf, deren Spitzen nach dem Taschengrunde gerichtet sind. An der Insertionsstelle jedes einzelnen Zahnes bemerken wir eine scharf kontourirte Platte, die Fußplatte. Die Zähne selbst sind in regelmäßigen Längs- und Querreihen angeordnet, von denen die letzteren, auch Glieder genannt, im Wesentlichen einander vollständig gleichen, während erstere meist stark von einander ab-

weichen. Nur die vordersten Querreihen unterscheiden sich in Folge der Abnutzung der Zähne beim Fressen ziemlich beträchtlich von den folgenden, indem sie stets stumpfe und abgenutzte Zähne besitzen. In gleichem Maße, wie sich vorn die Zähne abnutzen, werden hinten im Taschengrunde stets neue Zähne gebildet und nachgeschoben.

Die Zahl der Zähne in den einzelnen Gliedern und somit die Zahl der Längsreihen ist in der Regel eine ungerade, wobei dann die Mittelreihe auch im Bau ihrer Zähne Verschiedenheiten aufweist gegenüber den übrigen, symmetrisch zu ihr angeordneten Längsreihen. Fast immer zeigen die Zähne reine Hakenform und lassen eine meist eckige Basalplatte und einen vorn auf dieser entspringenden Haken erkennen, dessen Spitze stets nach hinten gerichtet ist. Die Haken selbst können ein- und mehrzackig sein.

Gehen wir nun genauer auf die Differenzen der verschiedenen Längsreihen unter einander ein, so finden wir zunächst, wie so eben erwähnt, gewöhnlich eine unpaare Mittelreihe. Ihre Zähne unterscheiden sich von denen der anderen Reihen meist durch geringere Größe und einfachere Form (Figg. 36 und 37 *aa*). Sie sind im Gegensatz zu den mehrzackigen Seitenzähnen gewöhnlich einzackig, nur *Planorbis* besitzt zweizackige Mittelzähne (Fig. 36 *a*). Auch betreffs der Größendifferenzen finden sich Ausnahmen, indem z. B. bei *Helix* und *Limax* die einfachen Mittelzähne fast vollkommen den Seitenzähnen an Größe gleichkommen.

Die Figuren 36 und 37 stellen beide Theile einer Querreihe aus der Mitte der Radula von *Planorbis corneus* und *Limnaeus stagnalis* vor. Bei *Limnaeus stagnalis* (Fig. 37), sehen wir den kleinen einfachen Mittelzahn *a*, an den sich beiderseits eine Anzahl zweizackiger Zähne *b* anschließen. Weiter nach außen nimmt dann die Zahl der Zacken schnell zu, *c* und *d*, bis schließlich ganz am Rande, wo ein ziemlich scharfer Knick in der Querreihe auftritt, die Zähne plötzlich wieder vollkommen einfach werden und nur noch einzackige, etwas schiefgestellte längliche Haken vorstellen, *e*. Bei *Planorbis corneus* (Fig. 36) ist der kleine Mittelzahn, wie bereits als Ausnahme hervorgehoben wurde, zweizackig, die nächsten Seitenzähne dagegen sind dreizackig, *b*, und die noch weiter nach außen liegenden mehrzackig, *c*. Die seitlichen einfachen Zähne, wie wir sie bei *Limnaeus* fanden, fehlen hier vollständig, wie auch nichts von dem scharfen Knick am Ende der Querreihe zu bemerken ist.

Im Anschluss an die beiden zuletzt erwähnten Thatsachen ist noch zu bemerken, dass die Querreihen bei den einzelnen Species

überhaupt die verschiedenste Anordnung aufweisen. Oft sind sie vollständig gerade, zuweilen besitzen sie in der Mitte einen Knick oder können schließlich gar mehrfach gewunden sein. Die Art der Anordnung der Zähne in den Querreihen übt nun, wie THOMSON nachwies, einen bestimmenden Einfluss auf die Gestalt der Zähne aus. Je gerader die Querreihe verläuft, um so gleichförmiger ist die Gestalt ihrer Zähne. Bei gebogenen Querreihen findet eine allmähliche Formveränderung der Zähne statt, während bei dem Vorhandensein eines scharfen Knicks ganz plötzliche Formverschiedenheiten auftreten.

Bei den verschiedenen Species ist auch die Zahl der Zähne einer Querreihe sehr verschieden. So besitzt *Paludina vivipara* stets sieben Längsreihen, während die Pulmonaten deren eine sehr große Anzahl aufweisen. Nach Angabe von THOMSON beträgt z. B. die Anzahl der Zähne einer Querreihe und somit die Zahl der vorhandenen Längsreihen bei *Arion* 110, *Limax maximus* 180, *Helix nemoralis* 100, *Helix pomatia* 150, *Succinea putris* 55 und bei *Limnaeus stagnalis* 110.

Gehen wir nun noch kurz auf die Bildung der Radula ein, so weit wir darüber Angaben bei den älteren Autoren finden. Die diesbezüglichen Ansichten weichen bedeutend von einander ab und stimmen nur für die Entstehung der Basalmembran überein. Dieselbe wird von den gesammten Zellen des unteren Taschenepithels auf einmal abgeschieden. Dies soll nach SEMPER auch bei den Zähnen selbst der Fall sein, so dass nach ihm die ganze Radula von dem gesammten basalen Epithel geliefert würde. Gegen diese Annahme wenden sich RÖSSLER und RÜCKER, sowie SHARP. Nach diesen Autoren werden die Zähne von besonderen Zellen, den Odontoblasten, geliefert, die im basalen Theil des hinteren Taschenendes liegen. Doch sollen die Odontoblasten nicht den ganzen Zahn bilden, sondern nur den Kern desselben. Seine Fertigstellung erfolge durch die Zellen des oberen Epithels. Durch die Auflagerung eines zähflüssigen, bald zu einer Art Schmelzschicht erhärtenden Sekrets brächten die oberen Epithelzellen die Zähne erst auf ihre volle Größe und machten sie gleichzeitig dadurch widerstandsfähiger.

Betreffs der Odontoblasten finden wir bei den Gastropoden zwei verschiedene Typen. Die Pulmonaten, Opisthobranchier und Pteropoden besitzen deren nur eine geringe Anzahl, meist fünf für jede Längsreihe, die aber eine bedeutendere Größe als ihre Nachbarzellen aufweisen und in den meisten Fällen zu einem scharf differenzirten

Polster zusammentreten. Bei den Prosobranchiern hingegen finden wir, wie auch bei den Cephalopoden, eine stattliche Anzahl von Odontoblasten. Im Gegensatz zu den Cephalopoden bilden sie hier ein ringförmiges Polster und zeichnen sich durch beträchtlichere Größe und dunklere Färbung von Kern und Plasma vor den übrigen Epithelzellen aus. Letztere Eigenschaft kommt auch den Odontoblasten der Cephalopoden zu.

Entwicklung der Radulatasche. Erstes Auftreten der Odontoblasten.

Da ROTTMANN in seiner Arbeit bereits einen kurzen Überblick über die Entwicklung des Vorderdarms bei den Cephalopoden gegeben hat, kann ich mich über diesen Punkt kurz fassen. Ich will daher die Verhältnisse nur so weit rekapituliren, als sie sich auf die Entstehung der Radulatasche beziehen.

Der Vorderdarm entsteht als eine Ektodërmeinsenkung, die eine Strecke gegen den entodermalen Mitteldarm vordringt und schließlich mit diesem verschmilzt. Schon frühzeitig geht von der unteren Wand des Vorderdarms eine kurze, hohle, blind endigende Aussackung aus, die Radulatasche, die sich nach hinten und unten richtet. Dieselbe tritt zuweilen bereits vor der vollständigen Einsenkung des Vorderdarms auf und liegt dann oberflächlich neben dessen Einstülpungsöffnung, wie dies die Figg. 621 und 622 in dem Lehrbuch von KORSCHULT und HEIDER für *Helix pomatia* zeigen. Andererseits erfolgt die Bildung der Radulatasche, wie auch die der übrigen Organe, erst nach dem frühzeitigen Verschmelzen des Vorderdarms mit dem Mitteldarm, stets aber ist sie sowohl wie auch der Vorderdarm selbst rein ektodermaler Herkunft.

Eine Zeit lang behält die Radulatasche ihre ursprüngliche Gestalt bei und nimmt nur an Länge zu, Figg. 1 und 2. Bald aber treten weitere Veränderungen auf. Die bis dahin noch weite Mündung in den Darm wird rasch verengert und gleichzeitig erfolgt durch einen Knick im vorderen Theil der Tasche eine Änderung der Lage, indem sie von nun an nicht mehr gerade gestreckt ist. Eben so wird die ganze Gestalt der Tasche eine andere. Während sie sich bis dahin nach hinten zu verjüngt, finden wir nunmehr ihren Vorderabschnitt halsartig verengt und das hintere Ende bauchig aufgetrieben. Die Verengung der Mündung geschieht durch allmähliches Aneinanderlegen der Taschenränder im vorderen Theil, wodurch nur eine enge Kommunikation zwischen Tasche und Darmhöhle bleibt, während sie in ihrem hinteren Ende noch ein weites Lumen behält. Indem

nun die gegenseitige Näherung der Ränder stetig von vorn nach hinten fortschreitet, wird das Lumen langsam verdrängt und verschwindet schließlich vollständig. Erst wenn letzteres erreicht ist, beginnt die eigentliche Zahnbildung, während die Basalmembran bereits vorher ausgeschieden wird, Figg. 4 und 5.

Nach RABL erfolgt die Bildung der Radula in dem Stadium, in welchem die bleibende Niere nach außen durchbricht, oder doch nur wenig früher. Ein solches Stadium zeigt uns Fig. 619 in »KORSCHULT und HEIDER«. Die Radula stellt sich hier als ein zartes, glashell durchsichtiges, hyalines Häutchen dar, dem sich dann bald die Zähne aufsetzen.

Es ist mir nun gelungen, im Verlauf der eben beschriebenen Entwicklung der Radulatasche bei den Pulmonaten das Auftreten der Odontoblasten nachzuweisen, lange bevor an eine Bildung der Basalmembran oder gar der Zähne zu denken war. Bevor wir aber die Entwicklung der Odontoblasten verfolgen, ist es nöthig, kurz auf ihre besonders charakteristischen Eigenschaften einzugehen, um sie von den anderen Epithelzellen unterscheiden zu können. Zu diesem Zweck betrachten wir am besten Sagittalschnitte durch die Radulatasche von ausgewachsenen Thieren. Fig. 16 ist das Bild eines solchen Schnittes von *Planorbis corneus*. Es fallen uns hier im unteren Theil des Taschenepithels eine Anzahl größerer und hellerer Zellen auf, die Zahnbildner oder Odontoblasten. Diese besonders ausgezeichneten Zellen, deren meist fünf vorhanden sind, unterscheiden sich von den übrigen Epithelzellen, abgesehen von ihrer bedeutenderen Größe, hauptsächlich durch hellere Färbung von Plasma und Kernen. Auch die Gestalt ihrer Kerne ist auffallend. Während nämlich die Kerne der benachbarten Epithelzellen oval und verhältnismäßig klein sind, besitzen die Kerne der Odontoblasten bedeutendere Größe und kugelförmige Gestalt. Die hellere Färbung der Odontoblastenkerne ist zurückzuführen auf den scheinbaren geringeren Chromatingehalt. Ich erachte gerade diese besonderen Kernverhältnisse der Odontoblasten als ihre charakteristischsten Eigenschaften, so dass die bedeutendere Größe, die rundliche Gestalt und die hellere Färbung der Kerne die wesentlichsten Kennzeichen der Odontoblasten bildeten.

Untersucht man nun die früheren Stadien der Radulatascheneinstülpung, so findet man auf Stadien, die noch vor dem in Fig. 1 dargestellten liegen, alle Kerne noch vollkommen gleich strukturiert, es ist noch keine besondere Differenzirung von Odontoblasten zu erkennen. Im Stadium der Fig. 1 dagegen zeichnen sich fünf Kerne am terminalen Ende der Tasche durch ihre rundlichere Gestalt vor

den ihnen benachbarten Kernen aus. Eine Differenzirung in der Färbung ist noch nicht zu erkennen, sie ließe sich höchstens daraus feststellen, dass die Nucleolen dieser Kerne schärfer hervortreten als bei den Nachbarkernen. Im Stadium der Fig. 2 sind ebenfalls fünf terminale Zellen differenzirt. Sie weisen hier jedoch bereits eine Verschiedenheit der Färbung auf, indem die Kerne dieser fünf Zellen bedeutend heller gefärbt sind als die übrigen. Dies rührt davon her, dass das Chromatin weniger gleichmäßig in ihnen vertheilt ist, sondern zwischen Gruppen von Chromatinkörnern größere Zwischenräume vorhanden sind, Figg. 2 und 3. Auch sind ihre Kerne größer als die ihrer Nachbarzellen und haben im Gegensatz zu den übrigen Kernen eine rundliche Gestalt. Wir finden bei ihnen somit die drei Hauptmerkmale der Odontoblasten und dürfen sie demnach als solche ansprechen. Diese differenzirten Zellen finden wir dann auch auf den nächsten Bildern wieder, in Figg. 3 und 4 allerdings nur vier von ihnen.

Wenn wir nun auch diese differenzirten Zellen in Folge ihrer Kernverhältnisse als Odontoblasten ansehen können, so muss uns doch die Verschiedenheit ihrer Lage bei Embryonen und ausgewachsenen Thieren auffallen. Während wir sie bei letzteren ventral gelegen finden, liegen sie bei jenen terminal in der Radulatasche. Zur Beseitigung eventueller Bedenken trägt Fig. 5 wesentlich bei. Hier nehmen die Odontoblasten nicht mehr eine rein terminale Lage ein, sondern sind bereits mehr nach der ventralen Seite hin verlagert, d. h. ihrer endgültigen Lagerung mehr genähert.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich also, dass die Odontoblasten schon sehr frühzeitig angelegt werden, weit früher jedenfalls, als man es zunächst erwarten sollte. Ich mache hierauf besonders aufmerksam, weil ROTTMANN bei den Cephalopoden in Folge des Fehlens so distinkt ausgebildeter Odontoblasten derartige Beobachtungen über die Entstehung der Odontoblasten nicht anstellen konnte. Wie gesagt entstehen sie terminal, werden aber allmählich ventral verlagert, bis sie schließlich die Lage einnehmen, die ihnen auch bei ausgewachsenen Thieren zukommt.

Die schon mehr ventral gelagerten Odontoblasten nach Ausscheidung der Basalmembran, aber noch vor der Bildung der Zähne, hat bereits MEISENHEIMER in seiner Entwicklungsgeschichte von *Limax* beschrieben, ohne indessen auf ihr früheres und späteres Verhalten näher einzugehen. Wie nun meine Untersuchungen ergaben, geht das Auftreten der Odontoblasten nicht nur der Bildung der Zähne, sondern auch der Ausscheidung der Basalmembran voraus.

Vielfach treten in Folge einer ungünstigen Schnittführung die Odontoblasten nicht scharf hervor; so ist dies auch bei einigen der hier gegebenen Figuren der Fall. In anderen dieser Figuren, z. B. Figg. 7 und 8 zeigen die Odontoblasten nichts Besonderes; von Wichtigkeit betreffs der Odontoblasten ist erst wieder Fig. 10. Bisher haben wir keine Verschiedenheiten der einzelnen Odontoblasten beobachten können. In dieser Figur fällt jedoch die letzte Odontoblastenzelle durch bedeutendere Größe und besondere Gestalt auf. Sie zeigt in der Mitte eine Einschnürung, am oberen Ende jedoch eine starke Verbreiterung. Das Odontoblastenpolster nähert sich hiermit der Gestalt, wie sie uns Fig. 16 von einem ausgewachsenen Thier zeigt, in der die äußerste Zelle eine hakenförmige Gestalt besitzt und sich scharf von den übrigen vier, ein halbkugliges Polster bildenden Odontoblasten absetzt. Auf die Bedeutung dieser hakenförmigen Odontoblastenzelle werde ich weiter unten zu sprechen kommen.

Bildung der Basalmembran und der Zähne.

a. Bei den Pulmonaten.

Das erste Auftreten der Basalmembran fällt in eine Zeit, zu der die Radulatasche schon bedeutend in die Länge gestreckt ist, und das dorsale und ventrale Epithel im vorderen Abschnitt bereits einander berühren, während im Fundus der Tasche noch ein ziemlich beträchtliches Lumen zurückbleibt. Wir finden auf diesen Stadien, Figg. 4 und 5, der Oberfläche des basalen Epithels aufliegend, eine dünne, intensiv braun gefärbte Cuticula, die erste Andeutung der Basalmembran. Trotzdem nun zu dieser Zeit, wie wir oben gesehen haben, die Odontoblasten bereits vorhanden sind, verdankt dennoch die Basalmembran nicht diesen ihren Ursprung. Fände nämlich ein Ausscheiden derselben durch die Odontoblasten statt, so müsste es möglich sein, Stadien zu finden, auf denen die Basalmembran erst theilweise, über ihnen oder in ihrer Nähe, ausgeschieden wäre. Dies ist aber nicht der Fall, sondern stets tritt diese, wie es auch ROTTMANN für die Cephalopoden nachgewiesen hat, im Bereich der ganzen Tasche gleichzeitig auf. Da also die Basalmembran nicht von den Odontoblasten ausgeschieden wird, müssen wir mit ROTTMANN annehmen, dass sie durch cuticulare Abscheidung des gesammten basalen Epithels entsteht. Darüber kann nach meinen Beobachtungen kein Zweifel obwalten.

Nachdem sich dann im Verlauf der weiteren Entwicklung die

Radulatasche vollständig geschlossen hat, tritt nun erst die Bildung der Zähne ein. Da die Zahnbildung bei den Gastropoden denselben Verlauf nimmt wie bei den Cephalopoden, so lasse ich hier die Worte folgen, mit denen ROTTMANN die Zahnbildung schildert. Er schreibt auf Seite 245: »Hinten im Ende der Tasche macht sich alsbald in Verbindung mit der Basalmembran eine neue Differenzirung bemerkbar. Es tritt nämlich nach Art einer lokalen Verdickung eine neue Sekretion von Seiten der unter der Basalmembran liegenden Zellen auf Man erkennt, wie durch die neue Substanzablagerung die Basalmembran selbst etwas emporgewölbt wird. Es handelt sich hierbei um die Bildung des ersten Zahnes, der kleine Höcker stellt seine erste Anlage dar.« Wie gesagt sind meine an Gastropoden angestellten Beobachtungen mit diesen an Cephalopoden-Embryonen gemachten übereinstimmend.

In den Figg. 6—10 können wir den genauen Verlauf der Zahnbildung für *Planorbis corneus* und *Limnaeus stagnalis* verfolgen.

Fig. 6 zeigt uns den ersten Zahn vollständig ausgebildet, sowie bereits die Anlage des zweiten. Wie schon ROTTMANN für die Cephalopoden ausdrücklich betont, haben die ersten Zähne noch nicht die Gestalt der späteren, vollkommen ausgebildeten. So zeigt auch in unserer Figur der erste Zahn noch nicht die charakteristische Hakenform, hat vielmehr die Gestalt eines kleinen Höckers. Der hintere kleinere Höcker, der von einem scharfen Kontour begrenzt wird, ist die Anlage des zweiten Zahns. Fig. 7 zeigt uns diesen zweiten Zahn vollständig fertiggestellt und die Anlage zum dritten. Der zweite Zahn besitzt hier schon ziemlich die Hakenform der späteren Zähne. Als Anlage zum dritten Zahn ist die dünne Membran hinter dem zweiten Zahn anzusehen. In dieser Figur tritt auch schon am Grunde der Zähne eine weitere Differenzirung auf, eine dunkel gefärbte Partie, die Fußplatte. Die Figg. 8—10 zeigen Schnitte durch ältere Embryonen, Fig. 8 z. B. ein Stadium mit vier Zähnen, wobei der jüngste Zahn vollständig ausgebildet auf dem Zellenpolster liegt und sich kurz vor dem Moment des Abhebens befindet. Figg. 9 und 10 sind Schnitte durch solche Embryonen, bei denen schon die ganze Tasche mit Zähnen erfüllt ist. Da aber in beiden Fällen die Schnittrichtung nicht genau sagittal ist, so fehlen in beiden Bildern die vordersten Zähne und sind erst auf den nächsten Schnitten sichtbar. Von diesen beiden Bildern zeigt wieder Fig. 9 eine dünne, etwas gewellte Basalmembran als Anlage des jüngsten Zahns, während in Fig. 10 die Zahnbildung durch weitere Sekretion der Odontoblasten

bereits weiter vorgeschritten ist. Der jüngste Zahn ist hier noch nicht vollständig ausgebildet und zeigt wieder sehr deutlich den scharfen Begrenzungskontour.

Im Anschluss an die Erklärung der gesamten Figuren möchte ich noch die Bemerkung machen, dass ich in den sämtlichen Serien, die bereits Zähne aufwiesen, mindestens zwei Schnitte mit Zähnen vorhanden fand. So liefern die Embryonen, nach denen die Figg. 6, 7 und 8 angefertigt sind, zweimal dieselben Bilder, die in den einzelnen Fällen drei bis fünf Schnitte aus einander liegen. Es wären also bei diesen Stadien bereits zwei Zahnreihen angelegt, während wir bei den älteren Embryonen deren mehrere finden. Ich betone diese Thatsache deshalb ganz besonders, weil sie von den Befunden ROTTMANN's, zu denen dieser bei den Cephalopoden gelangte, abweicht. Er fand nämlich, dass bei Stadien mit einem Zahn stets auch nur eine Zahnreihe vorhanden sei, wie er dies auch in seinen Querschnittsfiguren 11 und 15 darstellt. Daraus war zu entnehmen, dass bei den Cephalopoden stets die Mittelreihe zuerst angelegt wird, während sich die Seitenreihen erst später anlegen. Bei meinen an Gastropoden angestellten Untersuchungen war es mir aber unmöglich, jemals ein Präparat zu finden, auf dem der erste Zahn oder die ersten Zähne nur einmal zu sehen gewesen wäre. Stets war bei den Pulmonaten die Anlage der ersten Zähne paarig, die unpaare Mittelreihe wird erst später dazwischen geschoben. Diese bisher nur an Sagittalschnitten gewonnenen Resultate werden durch Querschnitte und Totalpräparate der Radula bestätigt, worauf ich weiter unten noch zurückkommen werde. Die Abweichung in der Entstehung der Längsreihen bei Pulmonaten und Cephalopoden ist um so bemerkenswerther, als ich genau dieselben Verhältnisse auch bei *Paludina vivipara* wieder antraf. Auch hier wird zunächst mindestens ein Paar von Seitenreihen angelegt, zwischen die sich später dann die Mittelreihe einschiebt.

Gehen wir nun auf den eigentlichen Zahnbildungsprocess näher ein.

In den Figg. 7 und 9 bemerken wir hinter dem jüngsten Zahn auf dem Odontoblastenpolster eine dünne Membran. Wir haben es hier, wie schon ROTTMANN ganz richtig erkannte, mit der ersten Anlage eines neuen Zahns zu thun. Indem nun die Odontoblasten mit der Sekretion weiter fortfahren, kommt die neu ausgeschiedene Substanz unter die Basalmembran zu liegen und hebt dieselbe im weiteren Verlauf der Zahnbildung immer weiter empor. Die neu ausgeschiedene Substanz unterscheidet sich von der anfänglichen Membran durch ihre hellere Färbung. Die Membran selbst überzieht nun als scharf kon-

tourierte Kappe den oberen Theil des Zahns und bildet den eigentlichen Zahnrückens. Diese weitere Ausbildung der Zähne zeigen der Reihe nach die Figg. 6, 10 und 8 an dem letzten der auf ihnen vorhandenen Zähne.

In Fig. 6 ist die Zahnbildung noch nicht weit vorgeschritten. Wir bemerken hier nur eine schwache Verdickung. Bedeutend weiter ist der Zahn in Fig. 10 gebildet. Wie jedoch ein Vergleich mit den älteren, bereits vollständig ausgebildeten Zähnen ergibt, ist die Zahnbildung aber auch hier noch nicht vollendet. Besonders auffallend in dieser Figur ist der scharfe Knick des Zahnrückens. Von einer besonderen Fußplatte ist hier bei dem jüngsten Zahn noch nichts zu bemerken. In Fig. 8 ist der jüngste, dem Polster noch aufliegende Zahn bereits vollendet. Er besitzt schon seine volle Größe und ebenso eine Fußplatte und steht kurz vor dem Moment des Abhebens von dem Odontoblastenpolster. Ein Vergleich der beiden jüngsten Zähne in den Figg. 8 und 10 ergibt, außer betreffs der Fußplatte, noch einen weiteren Unterschied in ihrer Lage. Bei Fig. 10 liegt der scharfe Knick des Zahnrückens nach oben, während er in Fig. 8 mehr nach der Mündung der Tasche gerichtet ist. Es muss also im Verlauf der späteren Sekretion eine Verlagerung des Zahns erfolgen, ohne dass er sich dabei jedoch vom Polster abhobe. Bei dieser Lageveränderung kommt der Theil des Zahnrückens von der Ansatzstelle auf der Basalmembran bis zu dem scharfen Knick auf das Polster zu liegen, worauf der Zahn jetzt erst die Fußplatte erhält. Hiermit ist der Zahn vollständig ausgebildet und hebt sich nun von dem Odontoblastenpolster ab, während sogleich die Abscheidung einer neuen Membran als Anlage eines neuen Zahns erfolgt (Fig. 9). Die Verbindung der einzelnen Zähne einer Längsreihe unter einander geschieht durch den unverdickt gebliebenen Theil der Basalmembran, die sich von der konkaven Seite des Vordermannes nach dem unteren Theil der Fußplatte des jüngeren Zahns hinzieht.

Wie auf sämtlichen Bildern, die schon Zähne aufweisen, ersichtlich ist, reichen die oberen Epithelzellen unmittelbar bis an die Zähne heran und füllen auch die Zwischenräume zwischen den einzelnen Zähnen vollständig aus. Sie lassen also nicht, wie RÖSSLER bei den ausgewachsenen Thieren angiebt, im hinteren Ende der Radulatasche ein Lumen, in das die hinteren Zähne frei hereinragen. Es soll nun nach RÖSSLER, RÜCKER, SHARP und BLOCH diesen zwischen die Zähne tretenden Zellen die Aufgabe zufallen, durch Sekretion einer zähflüssigen Substanz die von den Odontoblasten

gelieferten Zähne mit einer Art Schmelzschicht zu überziehen, diese dadurch zu vergrößern und gleichzeitig widerstandsfähiger gegen Abnutzung zu machen. Zu dieser Annahme tritt ROTTMANN in direkten Gegensatz, indem er annimmt, dass die Zähne bei dem Abheben von dem Odontoblastenpolster bereits vollständig fertig gebildet seien. Eine Sekretion seitens der oberen Epithelzellen hat er niemals wahrnehmen können. Von einer Glasur oder etwas Ähnlichem war niemals etwas zu bemerken, stets war der Zahn von dem oben erwähnten dunkeln Kontour scharf begrenzt. Auch ein Vergleich der neugebildeten Zähne mit den entsprechenden Zähnen älterer Stadien ergab keine Größendifferenzen, die auf eine nachträgliche Zunahme in Folge der Sekretion der oberen Epithelzellen schließen ließen.

Die Frage, ob der Zahn einzig und allein von den Odontoblasten geliefert wird oder noch nachträglich eine Sekretion von den Epithelzellen und damit eine Verstärkung des Zahns stattfindet, ist zweifellos recht schwer zu entscheiden, doch muss auch ich mich nach meinen Untersuchungen an Gastropoden der für die Cephalopoden ausgesprochenen Ansicht ROTTMANN's anschließen. Ich pflichte ihm in sämtlichen oben angeführten Punkten bei, die gegen eine Auflagerung von seiten der oberen Epithelzellen sprechen. ROTTMANN sucht die Abweichung seiner Befunde von denen der älteren Autoren durch deren nicht genügende Färbmethoden zu erklären. Durch die Anwendung seiner Doppelfärbung sei aber eine Täuschung seinerseits vollständig ausgeschlossen.

Man könnte nun leicht beide Ansichten in einfacher Weise in Einklang bringen wollen, da es sich in dem einen Fall um Embryonen, im andern um ausgewachsene Thiere handelt. Nach den übereinstimmenden Befunden von ROTTMANN und mir fehlt den Embryonen, bei denen die Zähne ja noch nicht in Aktion treten, jede Spur einer besonderen Schmelzschicht. Sollte es aber andererseits nicht möglich sein, dass bei den alten Thieren, bei denen in Folge der beim Fressen an sie gestellten Anforderungen die Zähne besonders widerstandsfähig sein müssen, ein nachträgliches Auftragen einer solchen Schmelzschicht durch die oberen Epithelzellen stattfände?

Ich habe nun eine ganze Anzahl von Präparaten ausgewachsener Thiere der verschiedensten Species, die alle nach der ROTTMANN'schen Methode gefärbt waren, auf diesen Punkt hin genau untersucht. Fig. 16 zeigt uns ein solches Bild von *Planorbis corneus*. Ich konnte auch hier nicht die geringsten Anhaltspunkte für die Annahme gewinnen, dass die älteren Zähne durch spätere Auflagerung verändert

würden, denn die Kontouren der Zähne sind hier ganz besonders scharf, bei den zuletzt ausgeschiedenen sowohl, als auch bei den älteren. Ich gelangte somit zu dem Resultat, dass weder bei den Embryonen, noch bei ausgewachsenen Thieren eine nachträgliche Veränderung der Zähne in Folge einer Sekretion durch die oberen Epithelzellen stattfindet, dass vielmehr die Zähne, wenn sie sich von dem Polster abheben, bereits vollständig ausgebildet sind.

Nachdem ich nun die Bildungsweise der Zähne bei *Planorbis* und *Limnaeus* festgestellt hatte, untersuchte ich dieselbe auch bei einigen Landpulmonaten. Zum Vergleich zog ich folgende drei Formen heran: *Helix pomatia*, *Limax maximus* und *Succinea putris*.

Die Verhältnisse liegen hier im Wesentlichen genau so wie bei den Wasserpulmonaten. Auch sie besitzen ein scharf begrenztes Odontoblastenpolster aus fünf Zellen, und die Bildung der Zähne geschieht nach demselben Modus wie bei jenen. Zuerst wird auf dem Polster eine dünne Membran abgeschieden, die im Verlauf der weiteren Sekretion seitens der Odontoblasten immer mehr emporgehoben wird und schließlich den Zahnrücken bildet, so dass die Neubildung einer Fußplatte erforderlich wird.

Für *Helix pomatia* (Fig. 11) und *Limax maximus* ist mit dieser kurzen Schilderung der ganze Zahnbildungsprocess erschöpfend behandelt. Etwas komplicirter liegen die Verhältnisse bei *Succinea putris*. Während bei *Helix* und *Limax* die Form der Zähne im Wesentlichen dieselbe ist wie auch bei *Planorbis* und *Limnaeus*, weicht sie dagegen bei *Succinea* Anfangs bedeutend von jenen ab. So zeigen die Zähne in Fig. 12 eine einfache hakenförmige Gestalt und sitzen ohne besondere Fußplatte auf der hier noch dünnen Basalmembran auf. Derartige Bilder finden wir noch bei Embryonen, die dicht vor dem Verlassen der Eischale stehen, ja sogar noch bei bereits ausgeschlüpften Thieren. Fig. 13 bezieht sich auf eine solche junge Schnecke, bei der sich die Verhältnisse schon geändert haben. Hier besitzen die vordersten Zähne noch genau dieselbe Gestalt wie die in Fig. 12. Die drei hintersten, also jüngsten Zähne zeigen dagegen an ihren vorderen freien Enden eine starke Verdickung, eine Erscheinung, die in so fern von Wichtigkeit ist, als sie als der Beginn einer durchgreifenden Gestaltsveränderung der Zähne anzusehen ist. Während nämlich bei den Embryonen die Zähne die eigentümliche länglich schmale Hakenform besitzen, unterscheiden sich dieselben an ausgewachsenen Thieren (Fig. 15) wieder fast gar nicht von denen der bisher behandelten Species. Wir können nun an der Hand der

Figg. 13 und 14 erkennen, wie die Gestaltsveränderung vor sich geht. Lassen wir nämlich die endständige Verdickung der letzten Zähne immer weiter fortschreiten, bis sie schließlich die Ansatzstelle auf der Basalmembran erreicht, so erhalten die Zähne schließlich eine Form, wie sie Fig. 15 darstellt, und die mit der in Fig. 16 für *Planorbis corneus* dargestellten fast vollständig übereinstimmt.

Vergleichen wir nun die Zähne verschiedener Altersstadien der Embryonen von *Succinea putris*, wie sie die Figg. 12—15 darstellen. Wir vermissen da zunächst auf Fig. 12 eine eigentliche Fußplatte. Auch auf dem Stadium der Fig. 13 können wir von einer solchen nicht sprechen, da die endständigen Verdickungen der drei jüngsten Zähne nicht deutlich von dem übrigen Theil der Zähne abgesetzt sind. Dies ist nun der Fall in Fig. 14, in der wir eine intensiv gefärbte untere Partie und davon scharf abgesetzt die dreieckigen helleren Verdickungen erkennen. Gehen wir nun weiter zu Fig. 15, in der die Zähne ihre endgültige Gestalt besitzen, so finden wir hier wieder eine scharf differenzirte Fußplatte, der dann erst der eigentliche Zahn aufsitzt. Die Fußplatte hat nun in diesem Fall dieselbe Gestalt wie der in den früheren Figuren intensiv gefärbte Theil der Zähne. Wir müssen daher auch dort diese Partie als Fußplatte ansprechen, so dass wir in Fig. 12 eigentlich nur die Fußplatten vorfinden. Höchstens wären die hakenförmigen Aufbiegungen an ihren freien Enden als die Anfänge der eigentlichen Zähne zu betrachten, die in den Figg. 13 und 14 dann bereits an Größe und Umfang zugenommen hätten.

Es ist nunmehr noch nötig, auf die Verschiedenheit der Basalmembran selbst in den einzelnen Stadien näher einzugehen. In den Figg. 6—13 stellt sich dieselbe als eine einfache, dünne Membran dar, während sie in den Figg. 15 und 16, welche beide Schnitte durch ausgewachsene Thiere darstellen, von auffallender Dicke ist. Ein Zwischenstadium zeigt Fig. 14, die nach einem zwar bereits ausgeschlüpften, aber noch lange nicht ausgewachsenen Thiere angefertigt wurde. Hier hat die Basalmembran, gegenüber den früheren Stadien, bereits an Dicke zugenommen, bei Weitem aber die endgültige Mächtigkeit noch nicht erreicht. Wir erkennen also aus dem eben Gesagten, dass die Dickenzunahme der Basalmembran erst während der post-embryonalen Entwicklung stattfindet.

Von besonderem Interesse betreffs der Basalmembran ausgewachsener Thiere ist Fig. 16. Die Basalmembran umfasst hier vollständig die hakenförmige, isolirte Zelle des Odontoblastenpolsters und wird, wie RÖSSLER schon erkannte, von ihr geliefert.

Bei sämtlichen Embryonen der zum Vergleich herangezogenen Formen ergaben sich für das obere Epithel dieselben Verhältnisse, wie wir sie bei *Planorbis* und *Limnaeus* fanden. Wie bei jenen treten auch hier die Zellen unmittelbar an die Zähne heran und auch zwischen sie, ohne aber die Zähne mit einer Schmelzschicht zu versehen, so weit ich dies feststellen konnte. Selbst bei *Succinea putris*, wo ja im späteren Alter eine Veränderung der Zähne stattfindet, ist diese nicht auf eine sekretorische Thätigkeit der oberen Epithelzellen zurückzuführen, sondern auch dann werden die Zähne gleich in ihrer vollen, dem betreffenden Entwicklungsstadium entsprechenden Gestalt und Größe vom Polster ausgeschieden. Am deutlichsten lässt dies Fig. 13 erkennen, in der nur die drei hintersten, also die jüngsten Zähne eine Gestaltsveränderung aufweisen. Fände wirklich eine Sekretion seitens der oberen Epithelzellen statt, so müßten umgekehrt gerade die älteren Zähne die Formveränderung zeigen, da sie ja längere Zeit der Sekretion und in Folge dessen der Auflagerung neuer Substanz ausgesetzt wären.

In den Figg. 13 und 16 treten nun nicht mehr wie bei den Embryonen die oberen Epithelzellen an die Zähne heran, doch ziehen sich in beiden Fällen von dem Epithel her unregelmäßige Zellstränge nach den Zähnen hin und füllen theilweise auch ihre Zwischenräume aus. Diese Bilder machen nun aber keineswegs einen natürlichen Eindruck, vielmehr sind Lumen und namentlich die Zellstränge als Kunstprodukte anzusehen. Es ist dies um so eher anzunehmen, da in beiden Fällen als Konservierungsflüssigkeit Sublimat angewandt wurde, welches ja leicht Quellungen und Schrumpfungen hervorruft, wesswegen auch seine Anwendung beim Konserviren der zarten Embryonen vermieden wurde. HERMANN'sche Lösung, mit der ich bei den Embryonen so gute Erfolge erzielte, konnte ich in Anbetracht der Größenverhältnisse der Schlundköpfe von ausgewachsenen Thieren, weil die Osmiumsäure nur sehr langsam eindringt, nicht anwenden und benutzte desshalb das ungünstigere Sublimat, das genauere histologische Untersuchungen hier nicht zulässt.

b. Bei *Paludina vivipara*.

Nach der Feststellung der Embryonalentwicklung der Radula bei den Pulmonaten untersuchte ich dieselbe auch bei *Paludina vivipara*. Ich muss mich im Verlauf meiner diesbezüglichen Darstellungen häufig auf die Arbeit von BLOCH beziehen, besonders, da ihr von ROTTMANN der Vorwurf der Ungenauigkeit gemacht wird.

Zunächst wollen wir auch hier kurz auf die Entwicklung der Radulatasche und der Odontoblasten eingehen. Die Radulatasche entsteht hier ebenfalls als Einstülpung des ektodermalen Vorderdarms, und zwar stets nachdem dieser mit dem entodermalen Mitteldarm verschmolzen ist. Die Bildung der Radulatasche entspricht bei *Paludina* der bei den Pulmonaten und ist eben so wie dort rein ektodermaler Herkunft. Anfangs ist nun das Epithel der Tasche vollkommen einschichtig. Die Kerne liegen hier dicht am Grunde der Zellen, d. h. an der der Leibeshöhle zugekehrten Seite derselben, und sind in Folge ihres reichen Chromatingehalts auffallend dunkel gefärbt. Im Verlauf der weiteren Einsenkung der Radulatasche tritt nun eine Differenzirung des Epithels auf, indem zunächst an seinem terminalen Ende die Kerne nicht mehr allein am Grunde der Zellen, sondern auch in deren Mitte und am oberen Ende zu finden sind. Es tritt so eine scheinbare Mehrschichtigkeit des Epithels ein, die auf einem ineinanderschieben der Zellen und auf der verschiedenen Höhenlage der Kerne beruht.

Ich möchte nun gleich hier, um Irrthümern vorzubeugen, ausdrücklich bemerken, dass es sich hier nicht, wie es nach meinen Bildern von *Paludina* den Anschein hat, um mehrkernige Zellen handelt, sondern nur um eine scheinbare Mehrschichtigkeit des Epithels. Nur der Einfachheit halber und um die Bilder nicht zu compliciren, habe ich einen Theil der Zellgrenzen weggelassen.

Diese Veränderungen am terminalen Ende der Tasche greifen nun auch nach dem hinteren Theil des oberen Epithels über, während das untere Epithel stets unverändert bleibt. Während nun die Kerne der terminalen Zellen, eben so wie die des basalen Epithels, sehr dunkel gefärbt sind, zeigen die Kerne des oberen Epithels eine bedeutend hellere Färbung. Gleichzeitig ist auch das Plasma der terminalen Zellen dunkler gefärbt als das der beiden Epithelien, wie dies auf meinen Bildern von älteren Stadien ersichtlich ist. Diese terminalen Zellen mit ihren dunkeln Kernen und dunklem Plasma sind die Odontoblasten. Gleichzeitig mit dem Längenwachsthum der Tasche tritt auch hier wieder eine Annäherung des dorsalen und ventralen Epithels an einander am vorderen Taschenende ein, so dass wir eine sehr enge Kommunikation mit dem Ösophagus haben, während der hintere Theil der Tasche ein weites Lumen aufweist, das im Gegensatz zu den Pulmonaten auch später nicht vollständig verschwindet.

Wir kommen nun zu dem ersten Auftreten der Basalmembran,

die hier ebenfalls von dem gesamten unteren Epithel auf einmal abgesondert wird. Wie BLOCH angiebt, und es auch in seinen Figg. 3, 4, 5, 7 und 12 zu erkennen ist, ist dieselbe von ganz auffallender Dicke, ROTTMANN hingegen zieht das Vorkommen einer derartig dicken Basalmembran in Zweifel und glaubt an eine Täuschung des Verfassers. Er schreibt: »Was mir an den Abbildungen BLOCH's besonders auffällig erscheint, ist zunächst die kolossale Dicke der vor der Bildung der Zähnechen gebildeten Basalmembran. Sollte sich der Autor, welcher die Zähne und Basalmembran nicht gefärbt hat, vielleicht durch die die Radulatasche der Embryonen von *Paludina vivipara* ausfüllende Eiweißschicht haben täuschen lassen? Ferner erinnert das Aussehen der ‚follikelartigen Zellgruppen‘ ganz an das Aussehen stark geschrumpfter Epithelzellen.« ROTTMANN glaubt daher, dass eine erneute Untersuchung mit gut konservirtem Material und geeigneten Färbemitteln ein wesentlich anderes Resultat ergeben werde.

Auch ich glaubte an einen Irrthum, der bei BLOCH's Beobachtungen untergelaufen sei, ehe ich mich an die Untersuchung von *Paludina* begab. Hauptsächlich wurde ich, wie wohl auch ROTTMANN, dadurch zu dieser Annahme veranlasst, dass bei Cephalopoden und Pulmonaten niemals eine derartig kolossale Basalmembran vorkam. Ferner machte mir die BLOCH'sche Arbeit auch in anderer Beziehung keinen besonders vertrauenerweckenden Eindruck, namentlich in Folge der »follikelartigen Zellgruppen«, die man ohne Weiteres als Schrumpfungsercheinungen ansprechen muss, wenn auch BLOCH meint, dass sein Fixierungsmittel, als welches er Pikrinschwefelsäure verwandte, die Gewebe aufs schönste erhalten habe. Ich wandte meinerseits zur Fixirung der Embryonen wieder HERMANN'sche Lösung an, die mir bei den Pulmonaten sehr gute Präparate geliefert hatte, und war auch in diesem Falle sehr mit ihr zufrieden. Zur Färbung verwandte ich die ROTTMANN'sche Doppelfärbung.

Zu meinem großen Erstaunen fand ich in zahlreichen Fällen Bilder, wie sie die Figg. 17 und 18 zeigen und die mit den BLOCH'schen Bildern recht sehr übereinstimmen. Dem unteren Epithel aufliegend durchzieht hier die ganze Tasche eine breite, intensiv braun gefärbte Schicht, deren hinterer Theil das Lumen ungefähr zur Hälfte erfüllt, während sie, sich nach vorn verjüngend, weiter vorn den ganzen Zwischenraum zwischen dem oberen und unteren Epithel einnimmt. Die obere Seite der Schicht wird, so weit sie in dem Lumen verläuft, von einer schmalen, noch intensiver gefärbten Linie begrenzt, die aber dem vorderen Theil fehlt. Über dieser Schicht liegt, den

übrigen Theil des Lumens ausfüllend, eine bedeutend heller gefärbte Eiweißmasse.

Trotz der Einheitlichkeit der unteren Schicht war ich Anfangs geneigt, doch nur die dünne, die Schicht überziehende Membran als eigentliche Basalmembran anzusehen, die sich von dem unteren Epithel abgehoben hätte, während die unter ihr gelegene Schicht ebenfalls nur Eiweiß sei, das in Folge seiner größeren Dichte dunkler gefärbt sei als das über ihr liegende. Ins Wanken gerieth diese meine Annahme jedoch durch die große Regelmäßigkeit, mit der die wiedergegebenen Bilder auftraten, und zweitens durch die Einheitlichkeit der unter dem Kontour gelegenen Schicht. Man wäre sonst zu der Annahme gezwungen, dass in meinen sämtlichen Präparaten mit einfacher Basalmembran sich diese von dem unteren Epithel abgehoben hätte, worauf ein Theil des das Lumen erfüllenden Eiweißes sich darunter geschoben habe. Da jedoch die Präparate sonst in jeder Hinsicht gut konservirt waren, konnte ich nicht annehmen, dass gerade nur am Hinterende der Basalmembran eine Verschiebung aus der ursprünglichen Lage durch Abheben stattgefunden habe. Auch könnte niemals die unter dem Kontour gelegene Partie, wenn es sich bei ihr nur um daruntergeschobenes Eiweiß handelte, von solcher Gleichmäßigkeit sein, wie dies thatsächlich der Fall ist.

Trotzdem ich nun so schon an der Hand dieser Schlüsse zu der Annahme gelangt war, dass BLOCH's Ansicht betreffs der Basalmembran richtig sei, suchte ich mir noch weiterhin Sicherheit über diesen Punkt zu verschaffen, indem ich nach einer Färbung suchte, die eine Differenzirung von Zahnschubstanz und Eiweiß zuließ. Ich wandte, wie bereits Eingangs erwähnt, eine wässrige Lösung von Pikronigrosin an, mit der ich die Präparate ca. 1 Stunde behandelte, worauf ich durch entsprechend langes Ausziehen mit 96%igem Alkohol die gewünschte Differenzirung erhielt. Es waren dann Basalmembran und Zähne blau gefärbt, während Zellen und Eiweiß eine blassgrüne Färbung annahmen. Auf den derartig behandelten Präparaten von Stadien mit Basalmembran ohne Zähne erhielt ich diesmal eine breite blau gefärbte Schicht, die wieder von einem intensiv blauen Kontour begrenzt war. Über dem Kontour, zwischen diesem und dem oberen Epithel, liegt eine grün gefärbte Masse, die also nicht mit der unter dem Kontour befindlichen Substanz übereinstimmen kann. Es ist Eiweiß. Somit scheint mir die Frage nach der Beschaffenheit der Basalmembran in ihrem jüngsten Stadium endgültig zu Gunsten der BLOCH'schen Ansicht beantwortet zu sein.

Auffällig ist die kolossale Dicke der Basalmembran noch um so mehr, als wir auf den älteren Stadien niemals wieder eine Membran von solcher Mächtigkeit finden. Ihre Dicke nimmt vielmehr sehr bald ab, wie dies Figg. 20—22 zeigen. So ist sie in Fig. 20 schon bedeutend dünner als in den Figg. 17—19, und in den Figg. 21 und 22 ist diese Dickenabnahme noch weitergegangen.

Dem Beispiel von RÖSSLER und RÜCKER folgend nimmt BLOCH an, dass die einzelnen Theile der Radula nach ihrer Abscheidung seitens der secernirenden Zellen noch nicht vollendet seien, dass vielmehr noch eine Auflagerung von Sekreten seitens der oberen Zellen stattfinde. Dies soll sogar schon bei der einfachen, noch keine Zähne tragenden Basalmembran der Fall sein. In seinen Figg. 5, 7 und 12 sind die oberen Epithelzellen in unregelmäßig verlängerte Spitzen ausgezogen, die sich nach der Basalmembran hin erstrecken und diese, wie in Fig. 12, beinahe berühren. Nach ihm soll diesen Zellen die Aufgabe zufallen, die Basalmembran mit einer besonders resistenzfähigen Substanz zu überziehen. Dass diese Annahme auf einem Irrthum beruht, und dass die oberen Epithelzellen überhaupt nichts mit der Bildung der Basalmembran zu schaffen haben, folgt einfach daraus, dass der fransenartig ausgezackte Rand des oberen Epithels nur eine Folge mangelhafter Konservation ist. Auf keinem meiner Präparate war eine derartige Beschaffenheit des Epithelrandes zu konstatiren, überall bilden die Zellen vielmehr einen glatten, von einer zusammenhängenden, regelmäßigen Linie begrenzten Rand.

Wir kommen nunmehr auf die eigentliche Zahnbildung bei *Paludina vivipara* zu sprechen, die im Princip durchaus derjenigen bei den Pulmonaten entspricht.

Bevor ich jedoch diese Verhältnisse selbst behandle, möchte ich zuvor noch auf die Äußerung BLOCH's eingehen, dass er trotz der großen Anzahl der von ihm untersuchten Embryonen niemals solche Präparate finden konnte, auf denen nur ganz wenige, die ersten Zähne angelegt waren. Meiner Meinung nach ist sein vergebliches Suchen nach solchen Stadien zunächst einmal auf seine ungünstige Färbungsmethode zurückzuführen. Zweitens aber besitzen die ersten Zähne bei *Paludina* eine ganz andere Gestalt als die späteren, so dass sie auch schwer als solche zu erkennen sind.

Fig. 18 entspricht wohl ungefähr der Fig. 7 in der BLOCH'schen Arbeit. BLOCH schreibt hierüber: »Oft sieht man schon an jüngeren Stadien die Basalplatte nicht an den unteren Matrixzellen enden, sondern sie besitzt noch einen aufgewölbten, scheinbar sich an den

späteren Odontoblasten anschmiegenden Theil, und es sieht so aus, als hätten wir hier die Bildung des ersten Zahns vor uns.« Auch ich halte diese Aufbiegung der Membran, die ebenfalls wie die Membran selbst von dem scharfen Kontour begrenzt wird, für die Anlage des ersten Zahns, um so mehr, als wir in Fig. 19, in der der erste Zahn schon fertig ausgebildet ist, hinter diesem wieder dieselbe Aufbiegung erkennen können, die hier doch wohl zweifellos als Zahnanlage anzusehen ist. In Fig. 19, wie auch in den folgenden Figuren, finden wir die eigenthümliche Gestalt der ersten Zähne, die mit der für *Paludina* bekannten Zahnform auch nicht die entfernteste Ähnlichkeit aufweist. Es sind dies plumpe Gebilde von gedrungener Gestalt, an ihrer Basis halsartig eingeschnürt, und an dem freien Ende kopfartig verbreitert. Sie sitzen, wie auch die späteren Zähne von *Paludina*, ohne besondere Fußplatten der Basalmembran auf und werden auf der Rückseite von einem scharfen Kontour begrenzt. Solche Zähne von plumper Form zeigt Fig. 19 einen, Fig. 20 drei und Fig. 21 sieben. Bei Fig. 21 beginnen die letzten Zähne schon, sich allmählich in die Länge zu strecken, der kopfartige Abschnitt setzt sich nicht mehr so scharf gegen den halsartigen Theil ab. Sehr instruktiv ist das Stadium der Fig. 22, auf welchem wir beide Zahnformen gleichzeitig vorfinden. Hier besitzen nur die fünf vordersten, also ältesten Zähne die eigenthümliche, plumpe Jugendgestalt, während die hinteren bereits die für *Paludina* charakteristische schlanke, stäbchenförmige Gestalt zeigen. Die drei mittleren Zähne sind als Übergangsformen aufzufassen, da ihre freien Enden noch eine deutliche Verdickung tragen.

In keinem der eben behandelten Fälle sind die jungen Zähne durch eine Begrenzungslinie von der unteren dunkel gefärbten Partie, die wir als die Basalmembran betrachtet haben, abgesetzt. Diese Thatsache spricht ihrerseits wieder dafür, diese ganze dunkle Schicht als Basalmembran anzusehen. Wäre sie nämlich nicht die Basalmembran, so müsste nothwendigerweise eine andere Membran vorhanden sein, der die Zähne aufsäßen, die also als Basalmembran funktionirte. Eine solche ist aber nicht vorhanden.

Suchen wir nun für die Thatsache, dass *Paludina* zwei vollständig verschiedene Zahnformen in ihrer Embryonalentwicklung besitzt, bei den Pulmonaten eine Analogie, so finden wir dieselbe Erscheinung auch thatsächlich bei jenen wieder, allerdings bei Weitem nicht so ausgeprägt wie hier. Wir haben früher gesehen, dass die ersten Zähne der Pulmonaten, meistens allerdings nur die beiden ersten, sich von den späteren unterscheiden, indem sie noch nicht die volle Größe und die charakte-

ristische Hakenform besitzen. Auch ROTTMANN fand bei den Cephalopoden die zuerst gebildeten Zähne von plumperer Form. Für diese Erscheinung lässt sich jedoch die einfache Erklärung geben, dass die Odontoblasten bei Beginn ihrer sekretorischen Thätigkeit noch nicht ihre volle Leistungsfähigkeit erlangt haben. Diese Erklärung ist bei *Paludina* nicht zulässig, da hier die Odontoblasten zu den ersten Zähnen bereits recht bedeutende Substanzmengen liefern. Wir können hier nur erkennen, dass nicht sämtliche Odontoblasten in Aktion treten, oder vielmehr, dass noch bedeutend weniger Odontoblasten vorhanden sind als in den späteren Stadien. Wir finden nämlich, dass stets nur so weit, als die Zähne reichen, das Plasma der sie liefernden Zellen dunkel gefärbt ist, eine Eigenschaft, die wir, neben dem Chromatinreichthum ihrer Kerne für ein charakteristisches Kennzeichen der Odontoblasten ansehen müssen. Wenn nun auch nur verhältnismäßig wenig Zellen sekretorisch thätig sind, so ist doch ihre Sekretion eine ganz bedeutende, so dass wir ein kompaktes Sekretionsprodukt erhalten.

Wollen wir die Bildung der ersten Zähne näher verfolgen, so betrachten wir am besten die Figuren in der Reihenfolge 18, 21, 20. Bei Fig. 18 ist nur eine Aufbiegung der Basalmembran zu erkennen, die ich wie gesagt als Andeutung für die Bildung des ersten Zahns ansehen möchte, da ich dieselbe in anderer Weise niemals beobachten konnte. Fig. 21 zeigt den jüngsten Zahn etwas weiter ausgebildet. Besonders auffallend ist auf diesem Stadium der Zahnbildung der Zwischenraum zwischen Zahn und Polster am unteren Theil des noch aufliegenden Zahns. Die unteren Odontoblasten haben also bereits ihre Sekretion eingestellt, während eine solche am oberen Theil des Zahns noch weiterhin stattfindet. Auf diese Weise kommt die Bildung des dünnen Halses und des dickeren Kopfes zu Stande. In Fig. 20 ist der letzte Zahn bereits fertig ausgebildet und steht dicht vor dem Abheben vom Polster. Hier ist der Zwischenraum zwischen Zahn und Polster noch größer geworden, indem immer mehr Odontoblasten die Sekretion eingestellt haben, während die oberen Odontoblasten den Zahn fertig stellten. Bei Fig. 19 ist nun der Zahn vom Polster abgehoben, und es hat bereits die Anlage zu dem neuen Zahn stattgefunden. Während nun bisher die Zähne nur die plumpe Gestalt zeigten, besitzen in Fig. 21 die letzten Zähne bereits die Tendenz, sich mehr in die Länge zu strecken, aber auch hier ist noch eine Trennung in Hals und Kopf zu erkennen. In Fig. 22 sehen wir nun den allmählichen Übergang der Zähne von plumper Gestalt zu solchen von schlanker Form, indem nur die vier ersten Zähne die eigentliche

plumpe und gedrungene Gestalt aufweisen. Zahn 5 ist bereits bedeutend länger, zeigt auch nur eine geringe Verdickung des Kopfendes. Noch deutlichere Übergangsformen sind sodann die nächsten drei Zähne, die nur noch schwach verdickte Enden haben, während bei den hierauf folgenden überhaupt nicht mehr Kopf und Hals unterschieden werden kann.

Unterwerfen wir nun noch die Zähne in Fig. 21 unter einander einer vergleichenden Betrachtung, so fällt uns auf, dass die vordersten Zähne, so weit sie vollständig von dem oberen Epithel umgeben sind, eine eigenthümlich gekrümmte Lage einnehmen, während die hinteren, so weit sie in das Lumen der Tasche frei hineinragen, eine aufrechte Stellung zeigen. Diese Lageänderung muss also erst im weiteren Verlauf der Radulaentwicklung erfolgt sein und ist wahrscheinlich eine Folge des Drucks, den die umgebenden Epithelzellen auf die Zähne ausüben. Am deutlichsten veranschaulicht uns dies der drittletzte Zahn, der eben gerade an das obere Epithel stößt und auch schon eine kleine Lageverschiebung erkennen lässt. Dieselbe gekrümmte Lage nehmen die ersten Zähne auch in Fig. 22 ein, in der sie ebenfalls vollständig von den Epithelzellen eingeschlossen sind.

Der Einfluss der oberen Epithelzellen auf die Lage der Zähne führt uns andererseits auch weiter auf das Verhältnis dieser Zellen zu der Radula im Ganzen. In den Figg. 17—19 ist der Rand des oberen Epithels vollkommen glatt und zeigt keinerlei Ausbuchtungen, die erst in Fig. 20 auftreten. Hier treten dieselben im hinteren Theil der Tasche nur theilweise in die Zwischenräume der Zähne ein, dabei stets zwei Zähne berührend, weiter vorn füllen sie dagegen die Zwischenräume vollständig aus und reichen bis auf die Basalmembran. Niemals aber finden wir an diesen Zellfortsätzen eine so unregelmäßige Begrenzung, wie wir sie bei BLOCH abgebildet sehen, auch kann nicht davon die Rede sein, dass sie, wie BLOCH behauptet, nur die Rückenseiten der Zähne berührten, ihre Vorderseiten dagegen frei ließen. Übrigens kann ich auch bei *Paludina* den zwischen die Zähne eindringenden Zellkomplexen keinen Einfluss auf die Zahnbildung zuschreiben, denn stets zeigen die Zähne, wenn sie schon weiter nach vorn gerückt sind, dieselbe Gestalt, die sie bereits bei dem Abheben vom Odontoblastenpolster besaßen, und sind immer von dem scharfen, den Zahnrückenden bildenden Kontour begrenzt. Es sind also nach meinen Beobachtungen auch bei *Paludina* die Zähne beim Abheben vom Polster bereits vollständig ausgebildet und unterliegen keiner weiteren Substanzauflagerung seitens der oberen Epithelzellen.

Entstehung der Längsreihen der Radula bei den Gastropoden.

Wie ich bereits früher bei der Schilderung der Zahnbildung von *Planorbis* und *Limnaeus* bemerkte, wiesen meine Befunde betreffs der Entstehung der Längsreihen der Radula eine Differenz auf zu den von ROTTMANN für die Cephalopoden gemachten Angaben. Dasselbe gilt für die Angaben seiner Vorgänger, die sich mit der Radulabildung beschäftigten. So soll nach TROSCHEL, JOYEUX-LAFFUIE und ROTTMANN, bei Gastropoden sowohl als bei Cephalopoden, die unpaare Mittelreihe zuerst angelegt werden, der sich dann die paarigen Seitenreihen anschließen sollen. F. WIEGMANN dagegen gelangte bei seinen Untersuchungen an Totalpräparaten der Radula von Pulmonaten-Embryonen, die er durch Behandlung mit Kalilauge gewann, zu dem Resultat, dass zuerst eine Anzahl paariger Seitenreihen angelegt werde und dann erst die Mittelreihe, die sich zwischen dieselben einschiebe.

Schon an den Sagittalschnitten der Pulmonaten-Embryonen war ich, noch ehe ich die alten Angaben von WIEGMANN kannte, zu denselben Resultaten gelangt, indem ich auf den Präparaten, die nur wenige Zähne besaßen, stets zwei gleiche Bilder fand. Dasselbe gilt auch für *Paludina*, worauf ich bereits p. 626 hinwies. Da bisher noch keine Querschnitte von Gastropoden-Embryonen auf diese Verhältnisse hin genauer untersucht waren, habe ich eine größere Anzahl von Querschnittsserien angefertigt und an ihnen diese Verhältnisse eingehend studirt. Das Resultat dieser Untersuchung stimmte vollkommen mit dem an den Sagittalschnitten gewonnenen überein.

Als hauptsächlichstes Untersuchungsobjekt diente mir hierbei *Paludina vivipara*, während ich *Planorbis* und andere Pulmonaten nur vergleichsweise heranzog.

Die Figg. 23 und 24 sind Schnitte durch die Radulatasche eines jungen *Paludina*-Embryos, der im Alter ungefähr demjenigen des Sagittalschnitts von Fig. 17 entspricht. In Fig. 23 ist der Schnitt durch die hintere Partie der Tasche geführt, wo die Basalmembran von beträchtlicher Dicke am Grunde des Lumens liegt, während der Schnitt von Fig. 24 mehr durch die vordere Taschenpartie geführt ist. Die Stärke der Basalmembran hat hier schon etwas abgenommen, und das obere Epithel reicht bis an die Membran heran, die hier viel stärker rinnenförmig aufgebogen ist als im hinteren Theil. Wie auch schon bei Beschreibung der Sagittalschnitte erwähnt wurde, unterscheiden sich beide Theile der Basalmembran auch noch dadurch,

dass ihr hinterer, im Lumen liegender Theil einen intensiv gefärbten Kontour besitzt (Fig. 23), der dem vorderen Theil fehlt (Fig. 24). Ein etwas älteres Stadium zeigt Fig. 25, die ungefähr dem Sagittalschnitt der Fig. 18 entspricht. Wie ein Vergleich mit den vorhergehenden und folgenden Schnitten desselben Präparats ergibt, haben wir es hier mit den jüngsten Zähnen zu thun. Die Basalmembran ist auch hier von bedeutender Dicke und trägt jederseits eine starke, unregelmäßige Anschwellung, die von dem scharfen Kontour begrenzt wird. Es handelt sich hier um die Anlage der ersten Zähne zweier Seitenreihen. Nunmehr folgen die von einem und demselben Embryo angefertigten Figg. 26—29. Der Embryo entspricht im Alter dem des Sagittalschnitts von Fig. 22, bei dem also bereits beide Zahnformen vorhanden sind. In Fig. 26, dem vordersten dieser vier Schnitte, sehen wir nur zwei Zähne. Fig. 27 zeigt uns deren sechs, ohne dass aber bisher etwas von einem unpaaren Mittelzahn zu bemerken wäre. Diesen finden wir erst in Fig. 28. Während nun in den drei letzten Figuren die Zähne noch die eigenthümliche Jugendform besitzen, ist in Fig. 29 die Gegend der Übergangsformen getroffen. Hier sind nur die beiden äußersten Zähne noch von plumper und gedrungener Gestalt, die übrigen sind schon mehr in die Länge gestreckt, besitzen aber noch ein dickes Kopfende. Der Zahn rechts neben dem Mittelzahn weist sogar schon die definitive stäbchenförmige Gestalt auf, wie wir sie dann auf älteren Stadien nur noch allein antreffen. Auf allen Schnitten, so weit sie nicht der hintersten Taschenpartie entstammen, finden wir das Taschenlumen vollständig verdrängt. Überall treten hier die oberen Epithelzellen zwischen die Zähne und erfüllen deren Zwischenräume vollständig bis zur Basalmembran.

Wir erkennen nun aus den eben erläuterten Bildern, dass hauptsächlich zuerst die Bildung von Seitenreihen stattfindet, in diesem Fall von drei Paaren, bevor die Mittelreihe angelegt wird, die sich dann dazwischen schiebt. Zweitens ersehen wir, dass alle sieben Längsreihen, die *Paludina* besitzt, bereits sehr frühzeitig angelegt werden, so dass in diesem Fall keine Längsreihen mehr während der postembryonalen Entwicklung hinzukommen.

Bei den Pulmonaten, die wir nun betrachten wollen, liegen die Verhältnisse ähnlich. Die Figg. 30—32 sind Schnitte von *Planorbis corneus*, Fig. 33 von *Helix nemoralis*. Fig. 30 zeigt uns zwei auf der dünnen leicht rinnenförmig aufgebogenen Basalmembran aufsitzende Zähne, während in Fig. 31 seitlich noch die Anlage von je einem neuen Zahn zu erkennen ist. Einen Mittelzahn finden wir erst in

Fig. 32, auf der bereits im Ganzen sieben Zähne vorhanden sind, drei Seitenpaare und der unpaare mittlere Zahn. Die Zähne besitzen hier noch eine einfache hakenförmige Gestalt. Anders im Stadium der Fig. 33, die von einem Embryo von *Helix nemoralis* stammt, und auf der wir bereits eine stattliche Anzahl von Zähnen antreffen. Sie unterscheiden sich von den jüngeren Zähnen dadurch, dass sie mehrzackig geworden sind.

Bei den Pulmonaten treten die oberen Epithelzellen ebenfalls bis an die Basalmembran heran und lassen, im Gegensatz zu *Paludina*, nicht einmal im hinteren Taschenende ein Lumen frei.

Da die Pulmonaten, wie wir bereits früher auf p. 620 gesehen haben, eine ganz beträchtliche Anzahl von Längsreihen besitzen, so ist es von vorn herein ausgeschlossen, dass diese bereits alle während der Embryonalentwicklung angelegt werden können. Es werden also bei ihnen auch nach dem Verlassen der Eier noch neue Längsreihen gebildet. Auf jeden Fall steht es aber auch hier fest, dass die Mittelreihe nicht zuerst angelegt wird.

Haben wir nun so bereits an den Sagittalschnitten, erst recht aber an den Querschnitten den Nachweis für eine spätere Anlage der Mittelreihe führen können, so lässt sich dies auch noch an Totalpräparaten der Radula von Embryonen erkennen.

Derartige Untersuchungen an jugendlichen, durch Behandlung mit verdünnter Kalilauge gewonnenen Reibeplatten wurden schon von F. WIEGMANN angestellt. Er wies darauf hin, dass bei jungen Embryonen die Mittelreihe nicht die gleiche Länge besitzt als die ihr zunächst liegenden Seitenreihen, da sie sich nicht bis zur Zungenspitze fortsetzt, sondern schon früher endigt.

WIEGMANN gelang es nur, Reibeplatten mit verhältnismäßig zahlreichen Längsreihen zu erhalten, er schreibt hierüber: »Im Hinblick darauf, dass es mir nicht gelang, in dem vorhandenen, allerdings noch immer beschränkten Materiale niedere Entwicklungsstufen der Reibeplatten aufzufinden, muss ich vorläufig annehmen, dass dieselbe gleich mit mehreren Zahnreihen auftritt und sich schnell weiter entwickelt.«

Die jüngsten Stadien, die WIEGMANN erhielt, wiesen 15 Längsreihen auf. Nur in der Tabelle für *Helix arbustorum* führt er ein solches mit 12 Längsreihen auf, bei dem er aber trotz der geraden Zahl der Reihen eine Mittelreihe erwähnt. Bei der Betrachtung eines 15reihigen Stadiums von *Limax maximus* finden wir in der ersten Querreihe nur zwei rudimentäre Zähne, die durch eine Lücke von

einander getrennt sind, und die dem ersten Seitenpaar angehören. In der zweiten und dritten Querreihe ist das zweite Längsreihenpaar mit ebenfalls rudimentären Zähnen hinzugekommen, während die beiden entsprechenden Zähne des ersten Paares bereits an Größe und Ausdehnung zugenommen haben. Erst in der vierten Querreihe, in der bereits sieben Zähne vorhanden sind, tritt die Mittelreihe auf. Auch sie beginnt mit einem rudimentären Zahn. Verfasser giebt nun einige Tabellen für das Auftreten der Medianreihe, von denen ich hier nur die für *Limax maximus* wiedergeben möchte:

Die Mittelreihe reicht für Stadien mit

15 Längsreihen bis zur 4. Querreihe

15 » » » 2. »

31 » » » 3. »

33 » » » Spitze

... » » » »

... » » » »

... » » » »

51 » » » 4. Querreihe

An den meisten Stadien, bei denen die Mittelreihe bereits bis zur Zungenspitze reichte, konnte WIEGMANN keine rudimentären Zähne mehr zu Beginn der einzelnen Längsreihen beobachten. Er nimmt daher an, dass bereits im Ei ein theilweises Abstoßen der ersten Querreihen erfolge.

Um nun zu meinen eigenen diesbezüglichen Untersuchungen zu gelangen, so möchte ich zunächst bemerken, dass es auch mir nicht möglich war, die allerjüngsten Stadien aufzufinden, doch konnte ich wenigstens solche mit nur fünf Längsreihen erhalten. Die Annahme WIEGMANN's jedoch, dass die junge Radula sogleich mit einer Anzahl von Zahnreihen auftrete, ist, wie ich an der Hand meiner Querschnitte gezeigt habe, nicht richtig. Dass es ihm sowohl wie mir nicht gelang, bei den Totalpräparaten die jüngsten Stadien zu erhalten, ist wohl allein der Kleinheit dieser Gebilde zuzuschreiben, die schon bei den Stadien mit fünf Reihen eine ganz beträchtliche ist.

Meine beiden Zeichnungen sind nach Präparaten von *Helix nemoralis* (Fig. 34) und *Planorbis corneus* (Fig. 35) angefertigt. Die Fig. 35 stellt ziemlich die ganze Radula eines Embryos von *Planorbis* dar, es fehlen hinten nur wenige Querreihen. Jedenfalls besitzt sie aber überhaupt nur sieben Längsreihen, während die Radula der Fig. 34 deren mehr besitzt, von denen die Figur jedoch nur neun

zeigt, da dieselbe nur den vorderen Theil der Radula darstellt, die weiteren Längsreihen aber erst auf dem fortgelassenen hinteren Theil beginnen. Die Radula der Fig. 35 ist also bedeutend weniger weit entwickelt als die der Fig. 34, was auch daran erkenntlich ist, dass bei ihr die Mittelreihe sich viel weniger weit nach vorn erstreckt als bei jener, und auch die einzelnen Längsreihen mit einer größeren Anzahl rudimentärer Zähne beginnen.

Beachten wir nun in beiden Figuren das Auftreten der Mittelreihe im Vergleich zu der Anzahl der vorhandenen Längsreihen. In Fig. 34 finden wir die beiden ersten Zähne der Mittelreihe, die allerdings nur die Gestalt ganz kleiner Höcker besitzen, in Querreihen mit nur fünf Zähnen. Der dritte Zahn, der bereits die definitive Gestalt der Mittelzähne besitzt, liegt in einer Querreihe mit sieben Zähnen. In Fig. 35 finden wir den ersten Mittelzahn in einer Querreihe mit sechs Zähnen, während der zweite ebenfalls wieder in einer Querreihe mit sieben Zähnen liegt. Dass hier die Querreihe, in der der erste Mittelzahn liegt, nur sechs Zähne aufweist, ist auf den asymmetrischen Bau dieser Radula zurückzuführen, da die rechte Reihe des dritten Seitenpaares bedeutend später angelegt wird als die linke, während sonst gewöhnlich beide zusammengehörigen Reihen gleichzeitig angelegt werden. Wie nun WIEGMANN angiebt, und auch ich bei der Untersuchung der Querschnitte fand (vgl. p. 640 u. 641), tritt die Mittelreihe stets zu einer Zeit auf, zu der bereits drei seitliche Paare von Längsreihen vorhanden sind. Auch ist bei den Querschnitten nichts von einem rudimentären Bau der Mittelzähne zu bemerken. Wie sind nun diese Befunde mit den eben angeführten, an Totalpräparaten gewonnenen in Einklang zu bringen? Eine Erklärung lässt sich wohl darin erblicken, dass die ersten Zähne einen rudimentären Bau besitzen, indem sie nur in Gestalt von kleinen Höckern auftreten, die in den Querschnitten wohl nicht getroffen sind. Wir müssen also die bei der Untersuchung der Querschnitte aufgestellte Regel, dass die Mittelreihe stets zu einer Zeit auftritt, zu der bereits drei seitliche Längsreihenpaare vorhanden sind, dahin modificiren, dass die ersten Mittelzähne mit definitiver Gestalt zu einer Zeit zu finden sind, zu der bereits drei Seitenreihenpaare vorhanden sind, während die ersten, rudimentären Zähne schon etwas früher auftreten können.

Untersuchen wir nun noch die einzelnen Längsreihen der beiden Figuren in Bezug auf die Gestalt ihrer Zähne, so finden wir in Fig. 35 in der rechten Reihe des ersten Seitenpaares eine Zahnanlage ohne jeden Haken, die neun folgenden Zähne beider Reihen besitzen

nur einen Haken, während vom zehnten Zahn an ein zweiter Haken auftritt. Da nun, wie Fig. 36 zeigt, die Zähne neben dem Mittelzahn bei *Planorbis* drei Zacken besitzen, so muss die Anlage dieses dritten Hakens später erfolgen. Bei dem zweiten Reihenpaar finden wir je sechs hakenlose Zahnanlagen, während vom siebenten bis zum zehnten Zahn ein Haken auftritt und vom elften Zahn an Zähne mit zwei Zacken sich finden. Die linke Reihe des dritten Reihenpaares besitzt überhaupt nur hakenlose Anlagen, während in der rechten Reihe auch einzackige Zähne anzutreffen sind. Etwas weniger deutlich sind diese Verhältnisse in Fig. 34. Suchen wir nun noch eine Erklärung dafür, dass in dem ersten Längsreihenpaar von Fig. 35 nur eine hakenlose Zahnanlage zu finden ist, während bei den anderen Längsreihen deren eine größere Anzahl vorhanden ist, so müssen wir annehmen, wie schon WIEGMANN angiebt, dass auch das erste Längsreihenpaar früher deren mehr besessen hat, diese aber verloren gegangen sind, so dass also schon im Ei ein Abstoßen der vorderen Theile der Radula stattfinden muss. Auf dieselbe Weise dürfte auch die geringe Zahl der rudimentären Zähne in Fig. 34 zu erklären sein. Bei Stadien, bei denen die Mittelreihe bereits bis zur Zungenspitze reicht, finden wir in den ersten Seitenreihen überhaupt keine rudimentären Zähne mehr.

Nach dieser Darstellung kann also kein Zweifel mehr darüber herrschen, dass bei den Gastropoden die Mittelreihe erst verhältnismäßig spät angelegt wird. Da andererseits die Bilder ROTTMANN's die Möglichkeit einer Täuschung ausschließen, so müssen wir für die Cephalopoden annehmen, dass die Mittelreihe zuerst gebildet wird. Wir finden somit einen wesentlichen Unterschied in der Bildung der Radula bei Gastropoden und Cephalopoden, während im Übrigen in der Bildung der Zähne eine weitgehende Übereinstimmung herrscht.

Verlagerung und Ersatz der Zähne.

Es bleibt mir nun zum Schlusse noch übrig, auf Verlagerung und Ersatz der Zähne einzugehen, eine Frage, die auch schon die älteren Autoren beschäftigt hat. Es ist dies bei der ganzen Radulabildung zweifellos die am schwersten zu beantwortende Frage; leider ist man dabei fast ausschließlich auf theoretische Erwägungen angewiesen. Jedenfalls ist ein zwingender Beweis bisher für keine der aufgestellten Hypothesen erbracht worden. Ich muss dieselben zunächst kurz charakterisiren.

Sehr eigenthümlich klingt heute die Annahme SEMPER's, dass die Radula periodischen Häutungen unterliege, und dass nur während dieser eine Größenzunahme möglich sei. Dieser Erklärungsversuch hatte so wenig für sich, dass er alsbald von den nachfolgenden Autoren als zu unwahrscheinlich übergangen wurde.

KÖLLIKER führt das Vorrücken der Radula zurück auf den Druck der umgebenden Muskelmasse, sowie auf zerrende Fressbewegungen. Auch diese Annahme ist wohl kaum zu halten. Schon RÖSSLER hat bezweifelt, dass bei der großen Entfernung der Radulabildungsstätte von der Stelle, von der die Fressbewegung ausgeht, sich deren Wirkung bis zum hintersten Radulaende fortpflanzen könnte. Mindestens aber wäre meiner Meinung nach bei dieser Art der Fortbewegung der Radula ein unregelmäßiger Bau derselben zu erwarten. Nehmen wir nämlich eine stete, oder doch wenigstens in regelmäßigen Intervallen erfolgende sekretorische Thätigkeit der Odontoblasten an, so müsste in den Fällen, in denen ein Vorrücken der Radula nicht stattfindet, der jüngste, noch aufliegende Zahn, da er der Sekretion längere Zeit lang unterliegt, von weit bedeutenderer Größe sein als die Zähne, die nicht während einer solchen Ruhepause entstehen. Da aber in Wirklichkeit derartige Unregelmäßigkeiten im Bau nicht vorkommen, so dürfte man den Odontoblasten keine stetige oder periodische Thätigkeit zuschreiben. Man wäre vielmehr zu der Annahme gezwungen, dass die Odontoblasten nur dann secerniren, wenn sie in Folge der Fressbewegungen von den bisher auf ihnen ruhenden Chitinmassen befreit würden. Aber auch in diesem Falle wären Unregelmäßigkeiten unausbleiblich, da ja die Fressbewegungen selbst kaum stets regelmäßig erfolgen dürften, ganz abgesehen von dem Gezwungenen der ganzen Annahme.

Weit mehr Wahrscheinlichkeit als die vorherigen Ansichten besitzt diejenige von TROSCHEL. Er nimmt an, dass die Radula nur in Folge von hinten her erfolgender Neubildung der Zähne nach vorn geschoben werde, wobei sie leicht über das basale Epithel, oder vielmehr über die von ihm ausgeschiedene Subradularmembran hinweggleite. Gegen diese Annahme spricht nur die geforderte vollkommene Unabhängigkeit von Radula und Subradularmembran, die in Wirklichkeit nicht vorhanden ist.

Wir kommen nun zu den Ansichten der modernen Autoren RÜCKER, RÖSSLER, BLOCH und ROTTMANN. Allen diesen ist gemeinsam, dass sie das Vorrücken der Radula mit dem Wachsthum der sie umgebenden und auch erzeugenden Geweben in unmittelbaren Zusammenhang bringen. RÜCKER modificirt allerdings diese Angabe dahin, dass das durch die Gewebe so verursachte Vorrücken keineswegs genüge, um die thatsächliche Vorwärtsbewegung zu erklären. Die Hauptrolle spielt nach ihm vielmehr die Muskulatur im oberen Epithel des vorderen Theils der Radulatasche, die sich an die von RÜCKER und RÖSSLER erwähnten cuticularen Zapfen zwischen den Zähnen ansetzen. Bei RÖSSLER spielen diese »Sperrhaken« mit ihrer Muskulatur nur eine untergeordnete Rolle bei der Bewegung der Radula, die Hauptrolle kommt vielmehr thatsächlich dem umgebenden Gewebe zu. ROTTMANN weist eine Betheiligung von Muskulatur vollständig von der Hand, und zwar desshalb weil bei seinen Embryonen die von RÜCKER und RÖSSLER erwähnten cuticularen Sperrhaken, die jenen als Insertionsstellen dienen sollen, nicht vorkommen.

Eben so wie über das Vorrücken der Radula verschiedene Ansichten herrschen, so sind auch über die Dauer der sekretorischen Thätigkeit der Odontoblasten die

Meinungen geteilt. So nimmt RÖSSLER an, dass dasselbe Odontoblastenpolster die sämtlichen Zähne einer Längsreihe bilde. Ihm hält BLOCH entgegen, dass man sich dann erstens nicht erklären könne, wie dieselben Odontoblasten später größere Zähne bilden könnten als Anfangs und zweitens, dass trotz reichlicher Sekretion keine Erschöpfung der Zellen eintrete, diese vielmehr noch an Größe zunehmen.

Die übrigen Autoren, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben, nämlich RÜCKER, BLOCH und ROTTMANN, nehmen einen Ersatz der Odontoblasten durch Zellen aus der hinter den Odontoblasten gelegenen Zellenmasse an. Dabei entscheidet sich BLOCH dafür, dass ein Ersatz der Odontoblasten erst nach mehrmaliger Sekretion stattfindet, während die beiden andern Autoren den Odontoblasten nur eine einmalige Sekretion zuschreiben. ROTTMANN schreibt: »Wenn BLOCH's Annahme richtig wäre, müsste die Aufeinanderfolge der Zähne eine viel schnellere sein und man würde sich das Zustandekommen der Zwischenräume nicht recht zu erklären vermögen, auch müsste es zu ganz unregelmäßigen Bildungen kommen, da nicht zu ersehen ist, wesshalb der Zahn immer erst abreißen soll, wenn er völlig ausgebildet ist, da doch Zahn und Basalmembran stets verbunden sind. Nun nimmt BLOCH allerdings an, dass die Zähne sich schon frühzeitiger ablösen und in Folge dessen von unregelmäßiger Gestalt sind, aber nach meinen Erfahrungen an den von mir studierten Objekten entspricht eine solche Auffassung in keiner Weise den Thatsachen, sondern die Zähne heben sich nur zu einer ganz bestimmten Zeit ab, wenn ihre Ausbildung abgeschlossen ist.« Der letzten Bemerkung ROTTMANN's kann ich mich, sowohl nach meinen Befunden bei *Paludina vivipara* als auch nach denen an Pulmonaten vollkommen anschließen.

Auf Grund vorstehender Darstellung ergibt sich also als wahrscheinlichste Hypothese die von ROTTMANN vertretene, dass ein Vorschieben der Radula nach vorn und ein Vorrücken der Zähne allein auf das Fortrücken der sie erzeugenden Zellen, der Odontoblasten, zurückzuführen ist, und dass die Odontoblasten regelmäßig nach einmaliger Sekretion durch frische ersetzt werden.

Bei meinen Untersuchungen an den Embryonen von Pulmonaten und *Paludina* gelangte ich zu demselben Resultat, ohne jedoch einen direkten und sicheren Beweis führen zu können. Auch für mich waren hierbei die oben angeführten theoretischen Erwägungen maßgebend. Eine Bestätigung für die Richtigkeit der Hypothese gewann ich erst durch das Studium der Pteropoden, bei denen Herr Dr. MEISENHEIMER gelegentlich seiner Untersuchungen an den Pteropoden der »Deutschen Tiefseeexpedition« bei einigen seltenen Objekten (*Spongiobranchaea australis*) interessante Verhältnisse der Radulabildung aufgefunden und mir dieselben freundlichst überlassen hatte.

Es standen mir zur Untersuchung dieser Verhältnisse bei den Pteropoden im Ganzen nur vier Präparate von ausgewachsenen Thieren zur Verfügung, zwei von *Spongiobranchaea australis* und zwei von *Pneumonoderma mediterraneum*, welche Gattung ich ebenfalls (an Material aus Neapel) vergleichsweise studiren konnte.

Die Zahnbildung selbst habe ich nicht genauer verfolgt, da hierzu das Material nicht ausreichte, doch scheint sie mir, so viel ich beobachten konnte, eben so wie bei den übrigen, hier besprochenen Formen zu verlaufen.

Fig. 38 stellt einen Sagittalschnitt durch die Radulatasche von *Spongiobranchaea* dar, auf dem allerdings die Zähne leider nur angeschnitten sind, so dass wir von ihnen nur die Fußplatten, verbunden durch eine dünne Membran, und Theile der Zahnspitzen sehen. Die Gestalt der Zähne selbst entspricht aber fast vollständig derjenigen von *Pneumonoderma*, wie sie in Fig. 39 dargestellt wurde.

In beiden Bildern, ganz besonders aber bei *Spongiobranchaea* (Fig. 38), hebt sich das Odontoblastenpolster scharf von dem übrigen Epithel ab. Man sieht, dass sich auch bei den Pteropoden die Odontoblasten von den gewöhnlichen Epithelzellen durch bedeutendere Größe, namentlich aber durch ihre größeren Kerne unterscheiden. Im Gegensatz zu den Pulmonaten (vgl. oben p. 622 und Figg. 2, 3, 4, 5, 10, 11, 13, 16) weisen die Kerne der Odontoblasten gerade einen größeren Chromatinreichtum auf. Die einzelnen Chromatinkörner sind verhältnismäßig groß und liegen ziemlich dicht an einander. Auch ist im Gegensatz zu den Pulmonaten das Plasma der Odontoblasten viel dunkler gefärbt als das der Epithelzellen, namentlich als der des basalen Epithels, während das Plasma der Zellen der umfangreichen dorsal gelagerten Zellenmasse ebenfalls dunkel gefärbt ist und sich von dem übrigen Theil des oberen Epithels absetzt. Auffällig ist nun in beiden Figuren das Verhalten der letzten Zelle des Polsters, die sich weit in das erste Polster des basalen Epithels hinein erstreckt und in Fig. 39 sogar den größten Theil dieses Polsters ausfüllt. Dass man sie trotzdem noch als Odontoblasten ansprechen muss, schließe ich daraus, dass sie wie diese dunkleres Plasma und einen chromatinreichen Kern von bedeutender Größe besitzt. Diese Zelle würde somit mit der »hakenförmigen Zelle« des Odontoblastenpolsters in Fig. 16 übereinstimmen, der nach RÖSSLER die Bildung der Basalmembran zukommen soll. Namentlich das Odontoblastenpolster in Fig. 38 weist eine große Ähnlichkeit mit demjenigen von Fig. 16 auf.

Als für meine Betrachtungen am wichtigsten erscheint mir an beiden Bildern das eigenthümliche Verhalten des basalen Epithels. Während meines Wissens bei allen übrigen bisher darauf hin untersuchten Formen, Cephalopoden sowohl als Gastropoden, das basale Epithel ein einheitliches Epithel mit vollständig glatter Oberfläche darstellt, finden wir es bei den Pteropoden in lauter einzelne

Polster zertheilt, so dass seine Oberfläche einen wellenförmigen Eindruck hervorruft. Ein ähnliches Verhalten könnte möglicherweise auch bei den Opisthobranchiern vorliegen. Aus den Figg. 8, 10 und 11 der RÖSSLER'schen Arbeit scheint hervorzugehen, dass hier das basale Epithel nicht mehr eine glatte Oberfläche besitzt, sondern vielmehr einen welligen Verlauf zeigt, worauf jedoch RÖSSLER nicht besonders aufmerksam macht, und was ich, da ich die Objekte nicht selbst untersucht habe, nicht bestimmt behaupten kann. Die Ähnlichkeit dieser Verhältnisse bei Pteropoden und Opisthobranchiern ist um so interessanter, da beide Gruppen in näheren systematischen Beziehungen zu einander stehen.

Was nun speciell das Vorrücken der Radula betrifft, so ist es von vorn herein ausgeschlossen, dass die Annahme TROSCHER's auf die Pteropoden anwendbar sei. Ein Hingleiten der Radula, die sich vollkommen der welligen Oberfläche des basalen Epithels anschmiegt, über dieses erscheint hier recht wenig annehmbar, vielmehr hat man hier durchaus den Eindruck, dass die betreffenden Radulapartien zu den darunter liegenden Zellenpolstern gehören, und dass diese zugleich mit ihnen vorrücken. Die einzelnen Polster des basalen Epithels erscheinen alsdann als lauter ausgenutzte Odontoblastenpolster. Da hier sicher das ganze Polster auf einmal vorrückt, so ist es andererseits auch klar, dass die Odontoblasten nur zu einmaliger Sekretion gelangen.

Es scheint allerdings zunächst etwas unglaublich, dass Zellen mit so großen Kernen, wie sie die Odontoblasten aufweisen, in solche mit bedeutend kleineren Kernen übergehen sollen. Betrachten wir jedoch Fig. 39, in der die vier ersten Odontoblastenkerne sich von dem fünften durch eine sehr bedeutende Größendifferenz unterscheiden, so scheint ein Übergang von den Odontoblasten zu den basalen Epithelzellen keineswegs mehr so unmöglich zu sein. Bemerkenswerth ist fernerhin, dass in den Fällen, wie Fig. 39 einen darstellt, bei denen also die ersten Odontoblasten sich durch bedeutend kleinere Kerne von dem letzten unterscheiden, jedesmal der jüngste Zahn bereits fertig ausgebildet und von dem Polster abgehoben war, während bei Bildern, in denen der jüngste Zahn noch aufliegt, sämtliche Odontoblastenkerne fast genau die gleiche Größe aufweisen. Es liegt also der Gedanke sehr nahe, dass thatsächlich bei der Bildung der Zähne die Odontoblasten verbraucht werden und durch Erschöpfung allmählich in die niederen basalen Epithelzellen übergehen.

Die Frage, woher der Ersatz der Odontoblasten beschafft wird,

beantworten die Autoren, die einen solchen Ersatz annehmen, ziemlich übereinstimmend dahin, dass die neuen Odontoblasten nur von der hinter den Odontoblasten gelegenen umfangreichen Zellenmasse geliefert werden können, indem die Zellen stark wachsen, und ihre Kerne an Größe bedeutend zunehmen. Dass wirklich der Ersatz in dieser Weise erfolgt und eine Größenzunahme der Kerne stattfindet, lässt sich in beiden Figuren (38 und 39) an der den Odontoblasten am nächsten gelegenen Zelle, bzw. an ihrem Kerne erkennen, der die übrigen Zellkerne des oberen Epithels an Größe bei Weitem übertrifft.

Wollen wir die betreffenden Verhältnisse der Pteropoden mit denen der übrigen Gastropoden vergleichen, so bieten sich zunächst die Pulmonaten zur Vergleichung dar, da bei ihnen, in Folge des ebenfalls scharf gesonderten Odontoblastenpolsters, die Verhältnisse ähnlich liegen wie bei den Pteropoden. Um zu beweisen, dass auch bei den Pulmonaten, wie übrigens auch bei *Paludina*, die Radula nur gemeinsam mit den sie erzeugenden Zellen nach vorn rückt, benutzen wir am besten den Hinweis BLOCH's, dass ein derartiges Vorrücken auch schon bei den Embryonen stattfindet. Von Seiten BLOCH's war dieser Einwurf allein gegen KÖLLIKER gerichtet, dessen Erklärungsversuch hier vollkommen versagt, da bei Embryonen nicht von zerrenden Fressbewegungen die Rede sein kann. Aber auch gegen die Annahme RÖSSLER's und RÜCKER's spricht dieses Verhalten, wie schon ROTTMANN hervorhob. Nach der Annahme dieser beiden Autoren sollen ja die cuticularen Sperrhaken in der vorderen Partie des oberen Epithels vermittle der an ihnen festsitzenden Muskeln bei dem Vorschieben der Radula mit thätig sein. Nun konnten aber weder ROTTMANN noch BLOCH bei den von ihnen untersuchten Embryonen etwas von diesen cuticularen Sperrhaken bemerken. Auch mir war dies weder bei den Pulmonaten noch bei *Paludina* möglich. Bei solchen Embryonen, bei denen die Zähne noch nicht die ganze Tasche ausfüllen, ist ihr Vorkommen übrigens von vorn herein ausgeschlossen, denn nach RÖSSLER sollen sie ja erst dann von den oberen Epithelzellen ausgeschieden werden, nachdem diese die Zähne vollständig fertig gebildet hätten. Weiterhin kommt aber nach den übereinstimmenden Befunden von ROTTMANN und mir den oberen Epithelzellen überhaupt keine sekretorische Thätigkeit zu, also können sie auch gar nicht derartige Sperrhaken ausscheiden, die dann ihrerseits wieder irgend einen Einfluss auf die Bewegung der Radula ausüben könnten. Also müssen wir auch bei den Pulmonaten und *Paludina* ein Vorrücken der Radula nur in

Verbindung mit den Odontoblasten annehmen und in Folge dessen auch hier einen fortwährenden Ersatz der verbrauchten Odontoblasten.

Es fragt sich nun, ob bei diesem Ersatz der Odontoblasten sogleich das ganze Polster auf einmal ersetzt wird, oder ob dies zellenweise geschieht, wie dies einige Bilder von RÖSSLER und RÜCKER zu zeigen scheinen. So finden wir bei RÖSSLER in Fig. 6 vor der Zelle δ noch eine weitere Zelle mit hellem Plasma und großem runden Kern, die sich in nichts von den Odontoblasten unterscheidet. Dieselbe Zelle finden wir bei RÜCKER in den Figg. 4, 5, 6; es ist hier die Zelle ε . Wie schon RÖSSLER richtig bemerkt, hat RÜCKER zwischen β und γ eine Zelle β' übersehen, da die hakenförmige Zelle δ stets die fünfte ist. Demnach ist ε stets die sechste Zelle, die RÜCKER auch ohne Weiteres als Odontoblasten anspricht. In seiner Fig. 6 finden wir sogar noch vor ε eine eben solche, also eine weitere vor der hakenförmigen Zelle, so dass vor dieser zwei Zellen liegen und somit sieben größere Zellen vorhanden wären. Dass RÖSSLER sich dagegen sträubt, diese Zellen als Odontoblasten anzuerkennen, ist wohl so zu erklären, dass er der hakenförmigen Zelle die Aufgabe zuschreibt, die Basalmembran zu liefern, vor ihr also keine weitere an der Bildung der Radula beteiligte Zelle mehr annehmen kann. Da er andererseits auch keinen Ersatz der Odontoblasten zulässt, so kann er das Auftreten einer der Odontoblasten ähnlichen Zelle vor der hakenförmigen Zelle nur durch die Annahme erklären, dass sie durch fortwährende Theilung das ganze basale Epithel liefere, eine kolossale Leistung für diese einzelne Zelle, die ja wohl eben so wenig wie die Odontoblasten ersetzt werden könnte. Bedeutend einfacher ist entschieden die Annahme, dass wir es in dieser Zelle mit einem verbrauchten Odontoblasten zu thun haben, der an Größe schon verloren hat und also im Begriff ist, sich in eine gewöhnliche Epithelzelle umzuwandeln. Es gewinnt somit die Annahme an Wahrscheinlichkeit, dass bei den Pulmonaten nicht das ganze Odontoblastenpolster auf einmal ersetzt wird, sondern dass der Ersatz zellenweise vor sich geht.

Eben so möchte ich auch für *Paludina* annehmen, dass nicht das ganze Odontoblastenpolster auf einmal ersetzt werde, weniger weil, wie BLOCH angiebt, die Größendifferenzen zwischen Odontoblasten und Epithelzellen zu groß wären, sondern weil mir die Zahl der zu ersetzenden Zellen zu groß zu sein scheint.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1) Die Radulatasche entsteht als Ausstülpung des ektodermalen Vorderdarms und besitzt zunächst eine weite Mündung, sich nach hinten allmählich verjüngend. Durch allmähliches Aneinanderlegen der Ränder von der Taschenmündung her wird ihr Lumen langsam verdrängt, bei den Pulmonaten vollständig (Figg. 1—6), bei *Paludina* bis auf einen kleinen Überrest (Figg. 17, 21, 23 und 25).

2) Noch bevor das Lumen vollständig verdrängt ist, findet die Ausscheidung der Basalmembran statt (Figg. 4 und 5). Die Zahnbildung selbst erfolgt bei den Pulmonaten erst dann, wenn die Tasche vollständig geschlossen ist (Figg. 6 und 7), während bei *Paludina* auch dann noch ein kleines Lumen vorhanden ist (Fig. 19 ff.).

3) Schon lange bevor die Radula auftritt, finden sich die sie bildenden Zellen, die Odontoblasten, zu einer Zeit, zu der die Tasche noch die weite Öffnung besitzt (Figg. 1—4). Sie werden ursprünglich rein terminal angelegt und erst später allmählich ventral verlagert (Figg. 1—10). Bei *Paludina* ist ihre Lage stets terminal (Figg. 17—22).

4) Die Bildung der Radula wird eingeleitet durch die Ausscheidung der Basalmembran. Trotzdem nun zu dieser Zeit die Odontoblasten schon vorhanden sind, wird sie doch nicht von diesen geliefert, sondern von dem gesamten basalen Epithel (Fig. 4). Bei den Pulmonaten ist die ursprüngliche Basalmembran eine ganz dünne Membran, die erst während der postembryonalen Entwicklung allmählich zu ihrer definitiven Mächtigkeit gelangt (Figg. 4—10 und 13—16). Bei *Paludina* hingegen ist sie Anfangs von auffallender Dicke, um dann im weiteren Verlauf der Radulabildung weit schwächer zu werden (Figg. 17—22).

5) Die Bildung der Zähne selbst erfolgt an dem hinteren Ende der Basalmembran. Man findet auf den Odontoblasten zunächst eine feine Lamelle, Anfangs als direkte Fortsetzung der Basalmembran, die in Folge der weiteren Sekretion allmählich emporgehoben wird und schließlich den eigentlichen Zahnrücken bildet (Figg. 6—9). Als Abschluss der Zahnbildung erfolgt sodann die Ausscheidung einer besonderen Fußplatte.

6) Bei den Pulmonaten sowohl als bei *Paludina* unterscheiden sich die ersten Zähne von den später gebildeten, bei den Pulmonaten jedoch nur in geringem Maße (Figg. 6—8). Sie besitzen hier nur noch nicht die volle Größe und eben so wenig ihre charakteristische Hakenform, bilden vielmehr nur kleine Höcker. Bei *Paludina* jedoch

gehören die Jugendzähne einem ganz anderen Typus an. Während die bisher bekannte Form der Zähne von *Paludina* lange, etwas geschwungene Gebilde darstellt, haben wir es bei den ersten Zähnen mit jungen Gebilden von gedrungener Gestalt zu thun, die an ihrem freien Ende kopfartig verbreitert, an der Basis halsartig eingeschnürt (Figg. 19 bis 22) sind.

7) Das obere Taschenepithel ist Anfangs vollständig glattrandig und sendet erst nach der Bildung von Zähnen Zellkomplexe aus, die in die Zwischenräume zwischen den einzelnen Zähnen eintreten (Figg. 5—10, 19—22). Bei den Pulmonaten werden auf diese Weise sämtliche Zwischenräume vollständig bis an die Basalmembran ausgefüllt, während bei *Paludina* die Zellkomplexe nur theilweise in die ersten Zwischenräume eindringen. Eine sekretorische Thätigkeit der oberen Epithelzellen und somit eine Betheiligung an dem Aufbau der Zähne findet nirgends statt.

8) Im Gegensatz zu den Cephalopoden beginnt die Radulabildung bei den Gastropoden nicht mit der Anlage der unpaaren Medianreihe, sondern mit einer Anzahl paariger Seitenreihen (Figg. 25—32, 34 und 35). Die Mittelreihe tritt mit ihren ersten definitiv ausgebildeten Zähnen stets gleichzeitig mit dem dritten Seitenpaar auf, während ihre ersten rudimentären Zähne bereits etwas früher auftreten können. Bei *Paludina* finden wir überhaupt nur sieben Längsreihen, während es deren bei den Pulmonaten eine große Anzahl giebt. Es tritt also bei *Paludina* im Verlauf der postembryonalen Entwicklung keine weitere Vermehrung der Längsreihen auf, was bei den Pulmonaten jedoch der Fall ist.

9) Die Vorwärtsbewegung der embryonalen Radula tritt, unabhängig von einem besonderen Bewegungsmechanismus, nur im Zusammenhang mit dem Vorrücken der sie erzeugenden Odontoblasten ein (Figg. 38 und 39). Die Odontoblasten verwandeln sich dabei allmählich in die niedrigen Epithelzellen und werden ihrerseits durch Zellen aus der kompakten Zellenmasse hinter den Odontoblasten ersetzt.

Marburg, im Januar 1903.

Litteraturverzeichnis.

1. J. BLOCH, Die embryonale Entwicklung der Radula von *Paludina vivipara*. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XXXI.
2. H. G. BRONN, Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. III. Abth. 2. Malacozoa.
3. KORSCHULT und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte.
4. A. LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Bd. III. Lieferung 1. Mollusken. 1900.
5. J. MEISENHEIMER, Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus* L. 2. Theil. Larvenperiode. Diese Zeitschrift Bd. LXIII. 1898.
6. C. RABL, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morpholog. Jahrbuch. Bd. V. 1879.
7. R. RÖSSLER, Die Bildung der Radula bei cephalophoren Mollusken. Diese Zeitschrift. Bd. XLI. 1885.
8. G. ROTTMANN, Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken. I. Die Entwicklung der Radula bei den Cephalopoden. Diese Zeitschrift. Bd. LXX. 1901.
9. A. RÜCKER, Über die Bildung der Radula bei *Helix pomatia*. XXII. Bericht der oberhessischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde. Gießen 1883.
10. F. H. TROSCHEL, Das Gebiss der Schnecken. Bd. I. Berlin 1856.
11. F. WIEGMANN, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Reibplatten und der Kiefer bei den Landschnecken. Jahrbücher der Malakozoologischen Gesellschaft. 3. Jahrgang.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXX.

Fig. 1—16. Sagittalschnitte durch die Radulatasche von Pulmonaten.

Fig. 1—5. Anlage der Radulatasche. Erstes Auftreten der Odontoblasten.

Succinea putris. Vergr. 730.

Fig. 1. Die Kerne der Odontoblasten unterscheiden sich von denen der Nachbarzellen nur durch ihre kuglige Gestalt.

Fig. 2. Die Kerne der Odontoblasten fallen durch ihre Chromatinarmut auf.

Fig. 3. Nur vier Odontoblasten vorhanden, die Radulatasche beginnt sich zu schließen.

Fig. 4. Vier terminale Odontoblasten. Es ist bereits eine einfache Basalmembran ausgeschieden.

Fig. 5. Fünf etwas ventral verlagerte Odontoblasten.

Fig. 6—10. Bildung der Zähne. *Planorbis corneus*. Vergr. 900.

Fig. 6. Der erste Zahn ist ausgebildet, die Anlage zum zweiten ist schon vorhanden.

Fig. 7. Der zweite Zahn ist ausgebildet und als Anlage des dritten Zahns

finden wir eine feine Lamelle. Der zweite Zahn besitzt bereits die eigenthümliche Zahnform, während der erste Zahn nur einen kleinen Höcker bildet.

Fig. 8. Es sind vier Zähne vorhanden; der vierte liegt vollständig ausgebildet auf dem Polster.

Fig. 9. Die ältesten Zähne sind nicht getroffen. Als Anlage zu einem neuen Zahn finden wir eine dünne Lamelle.

Fig. 10. Die ältesten Zähne sind hier ebenfalls nicht getroffen. Der jüngste Zahn ist schon ziemlich weit entwickelt. Es sind sechs Odontoblasten vorhanden, von denen der äußerste von hakenförmiger Gestalt ist.

Fig. 11. *Helix pomatia*. Vergr. 500. Es sind drei Zähne ausgebildet und als Anlage zum vierten finden wir eine einfache, dünne Lamelle.

Fig. 12—14. *Succinea putris*. Embryonen. Vergr. 660.

Fig. 12. Die Anlage des jüngsten Zahns ist wieder eine dünne Lamelle. Die Zähne besitzen eine einfache hakenförmige Gestalt.

Fig. 13. Die Bildung der jüngsten Zähne ist schon weiter fortgeschritten. Die drei letzten Zähne weisen eine endständige Verdickung auf.

Fig. 14. Mittlere Partie der Radula. Die Spitzen der Zähne sind deutlich gegen den übrigen Theil abgesetzt.

Fig. 15. *Succinea putris*. Ausgewachsenes Thier. Vergr. 500. Mittlere Partie einer Radula. Die Basalmembran ist stark verdickt. Die Zähne gleichen nunmehr im Wesentlichen denen der übrigen Pulmonaten.

Tafel XXXI.

Fig. 16. *Planorbis corneus*. Ausgewachsenes Thier. Vergr. 350. Das Odontoblastenpolster zeigt die typische Gestalt, indem die hakenförmige Zelle vollständig von der mächtigen Basalmembran umfasst wird.

Fig. 17—22. Sagittalschnitte durch die Radulatasche von *Paludina vivipara*. Vergr. 500.

Fig. 17 zeigt eine einfache dicke Basalmembran.

Fig. 18 lässt in der hinteren Aufbiegung der Basalmembran die erste Anlage zum ersten Zahn erkennen.

Fig. 19. Der erste Zahn ist fertig ausgebildet. Als Anlage des zweiten Zahns finden wir wieder eine Aufbiegung. Die Jugendform der Zähne von *Paludina* weicht bedeutend von der definitiven stäbchenförmigen Gestalt ab, indem sie deutlich eine halsartige Einschnürung und eine kopfartige Verbreiterung erkennen lassen.

Fig. 20. Es sind drei Zähne in der Jugendform vorhanden. Die Basalmembran hat an Stärke abgenommen.

Fig. 21 zeigt sieben Zähne, von denen die jüngsten bereits etwas in die Länge gestreckt sind.

Fig. 22. Übergänge der Zähne mit Jugendform in solche von stäbchenförmiger Gestalt.

Fig. 23—29. Querschnitte durch die Radulatasche von *Paludina vivipara*. Vergr. 500.

Fig. 23. Schnitt durch die hinterste Partie der Tasche. Weites Lumen und mächtige, von einem scharfen Kontour begrenzte Basalmembran.

Fig. 24. Schnitt durch die vordere Taschenpartie desselben Embryos. Die Basalmembran hat an Mächtigkeit schon bedeutend verloren, das Lumen ist vollständig verschwunden.

Fig. 25. Zwei Seitenreihen von Zähnen. Die Anlage der Längsreihen ist

paarig. Die Figur entspricht ungefähr dem Stadium der Fig. 18. Die Zähne sind noch nicht ausgebildet, sondern unregelmäßige Höcker.

Fig. 26—29. Schnitte aus einer Serie. Der Embryo entspricht dem Stadium der Fig. 22. Fig. 26 ist der vorderste, Fig. 29 der hinterste dieser vier Schnitte.

Fig. 26. Zwei Längsreihen mit Zähnen mit Jugendform.

Fig. 27. Sechs Längsreihen. Zähne besitzen ebenfalls noch die Jugendform.

Fig. 28. Sieben Längsreihen. Die Mittelreihe tritt hier zum ersten Mal auf. Jugendform der Zähne.

Fig. 29. Sieben Längsreihen. Übergangsformen der Zähne.

Fig. 30—32. Querschnitte durch die Radulatasche von *Planorbis corneus*. Vergr. 500. Fig. 30 zeigt zwei Längsreihen. Fig. 31 vier Längsreihen. Fig. 32 sieben Längsreihen. Erstes Auftreten der Mittelreihe.

Fig. 33. *Helix nemoralis*. Querschnitt. Vergr. 500. Die Basalmembran ist vollständig mit mehrzackigen Zähnen besetzt.

Tafel XXXII.

Fig. 34 und 35. Totalpräparate der jugendlichen Radula.

Fig. 34. *Helix nemoralis*. Die Zähne der Mittelreihe besitzen nur einen Haken, die der Seitenreihen sind mehrzackig. Die Mittelreihe beginnt mit ihren ersten rudimentären Zähnen in Querreihen mit nur fünf Zähnen, während die ersten Mittelzähne mit definitiver Gestalt in Querreihen mit sieben Zähnen auftreten.

Fig. 35. *Planorbis corneus*. Die Zähne der Mittelreihe sind zweizackig. Auch hier liegt der erste Mittelzahn, der definitiv ausgebildet ist, in einer Querreihe mit sieben Zähnen. Das zweite und dritte Längsreihenpaar beginnt mit einer Anzahl hakenloser Zahnanlagen.

Fig. 36 und 37. Die Glieder einer ausgewachsenen Radula von *Planorbis corneus* und *Limnaeus stagnalis*. Fig. 36. *Planorbis corneus*. *a*, der kleine zweihakige Mittelzahn; *b*, dreihakige Seitenzähne; *c*, mehrhakige Randzähne. Fig. 37. *Limnaeus stagnalis*. *a*, der kleine einhakige Mittelzahn; *b*, zweizackige Seitenzähne; *c*, dreizackige Seitenzähne; *d*, handförmige Seitenzähne; *e*, einfache Randzähne.

Fig. 38. *Spongiobranchaea australis*. Sagittalschnitt durch die Radulatasche eines ausgewachsenen Thieres. Deutliches Odontoblastenpolster. Das basale Epithel ist in eine Anzahl von Polstern zerfallen, denen je ein Zahn aufsitzt. Die Polster sind verbrauchte und verlagerte Odontoblasten.

Fig. 39. *Pneumonoderma mediterraneum*, ausgewachsenes Thier. Die Verhältnisse liegen hier genau so wie bei *Spongiobranchaea*. Die Kerne der vier vordersten Odontoblasten unterscheiden sich merklich an Größe von dem fünften.

Untersuchungen über den feineren Bau der Borsten einiger Chätopoden und Brachiopoden.

Von

Alexander Schepotieff.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Mit Tafel XXXIII—XXXVI und 15 Figuren im Text.

I. Untersuchungen über die Struktur der Borsten der Regenwürmer.

Die Untersuchungen über Strukturen, welche in den letzten Jahren in weiterem Umfange von Prof. O. BÜTSCHLI unternommen und durch seine Schüler fortgesetzt worden sind, betreffen sowohl die organischen, zelligen und nichtzelligen Körper, als auch die anorganischen. Der feinere Bau und die Struktur nichtzelliger Körper organischen Ursprungs wurde besonders von O. BÜTSCHLI (1892, 1898, 1901 etc.) und auch von SUKATSCHOFF (1899) untersucht; zu diesen Körpern gehörten sowohl cuticulare Gebilde, Spongiennadeln, Eihüllen, als auch Knorpelgrundsubstanz, Chitinpanzer und andere quellbare Körper (vgl. auch SCHUBERG, 1900). Letzterer Klasse von Körpern können die Borsten der Würmer angeschlossen werden, welche, obwohl sie in ihrem feineren Bau etwas von genannten quellbaren Körpern abweichen, dennoch in Allem als cuticulare Gebilde epidermalen Ursprungs mit ihnen übereinstimmen. Vorliegende Arbeit beschäftigt sich hauptsächlich mit dem feineren Bau der Borsten gewisser Oligochäten (Regenwürmer) und einiger Polychäten (*Nereis*, *Aphrodite*, *Spirographis*). Zur Ergänzung dieser Untersuchungen an Borsten von Anneliden wurden vergleichsweise auch die Borsten von *Lingula* herangezogen. Einige Beobachtungen über die Entwicklung der Oligochätenborsten und der Borstentaschen wurden als besonderer vierter Theil dieser Arbeit beigelegt.

Untersucht wurden die Borsten von *Lumbricus terrestris* L., *Lumbricus rubellus* Hoffm. und *Eisenia foetida* (syn. *Lumbricus*

foetidus (Sav.) Dug. Da die äußere Form und Struktur der Borsten dieser Arten nicht wesentlich verschieden sind, wird im Folgenden auf die Verschiedenheit der Herkunft der Borsten keine Rücksicht genommen und werden sie allgemein als »Regenwurmborsten« bezeichnet.

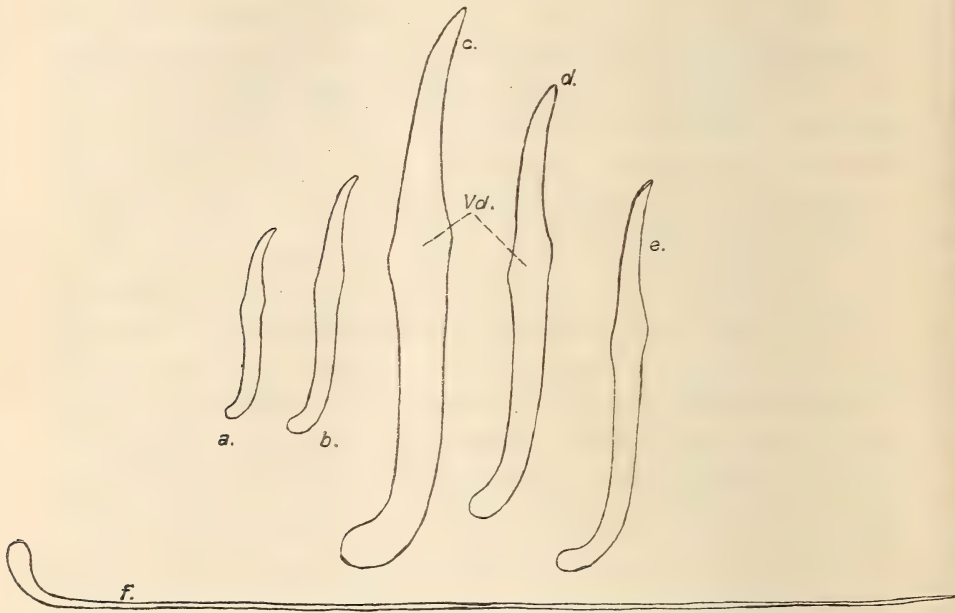
Die Isolirung der Borsten für Untersuchungszwecke kann auf verschiedenen Wegen erreicht werden. Am einfachsten werden sie mit einer Pincette aus der Borstentasche herausgezogen, oder durch Zerreißen der frischen Borstentaschen mit Präparirnadeln isolirt. Diese Art der Gewinnung der frischen Borsten wurde indessen wenig angewendet, weil immer noch kleinere Theile des Gewebes der Taschen zurückblieben, welche manchmal sehr schwer zu entfernen waren. Das beste Mittel, um ganz saubere Borsten zu erhalten, ist die Zerstörung des ganzen Körpers des Regenwurms durch 1 %ige Salzsäure oder noch besser durch künstliche Verdauungsflüssigkeit im Reagensglas bei 40—50° C. Schon nach 48stündiger Einwirkung jener Reagentien zerfällt der ganze Körper beim Schütteln zu einem feinen Brei, welcher außer feinpulverigen Fragmenten nur Borsten und Theile der Cuticula, die wegen ihrer größeren Widerstandsfähigkeit unversehrt blieben, enthält. Nach Abgießen des Absatzes in ein Uhrglas kann man die ganz sauberen Borsten leicht mit der Präparirnadel sammeln. Auch durch Verfaulen der Regenwürmer, besonders auf feuchter Erde oder in Wasser (welches durch Erde filtrirt war und daher zahlreiche Fäulnisbakterien enthielt), kann man recht saubere Borsten bekommen. Das Isoliren der Borsten durch Zerstören des Regenwurmkörpers mit 1 %iger Kalilauge kann nicht für Strukturstudien empfohlen werden; denn die Kalilauge wirkt zu stark auf die Borstensubstanz und verändert sie mehr als 1 %ige Salzsäure oder Verdauungsflüssigkeit. Es bildet sich dabei immer im Innern der Borsten ein Niederschlag von vielen kleinen Kryställchen, welche die wahre Struktur verdecken.

Die Borsten der genannten Regenwürmer gehören zu dem Typus einfacher Borsten oder sog. Setae, welche in jedem Segment in vier Gruppen, zwei ventralen und zwei dorsalen, angeordnet sind und als ventrale und dorsale Längsreihen sich über den ganzen Körper erstrecken, in besondern Hauteinsenkungen oder Borstentaschen sitzend¹.

An jeder Borste kann man zwei Theile unterscheiden: einen sog. inneren, basalen (Fig. 1 u. 2, Taf. XXXIII, *Bt* und Textfig. 1) mit

¹ Weiteres über die Borstentaschen etc. wird im vierten Theil gesagt.

seinem basalen Ende oder Wurzel (*W*), mit welchem die Borste in ihrer Tasche befestigt ist und einem äußeren distalen aus dem Körper hervorragenden Theil (*Vt*).



Textfig. 1.

Kontouren der Borsten von *Lumbricus terrestris* L., Müll. *a*, vom 2. Segment (ventrale Reihe); *b*, vom 5. Segment (ventrale Reihe); *c*, vom 10. Segment (dorsale Reihe); *d* und *e*, vom 42. Segment (*d*, dorsale, *e*, ventrale Reihe) *f*, Clitellumborste aus dem 33. Segment. Zeichenapparat. Vergr. 107.

Vd, mittlere Verdickung.

Bei der Untersuchung der Borsten im Ganzen kann man erkennen, dass der innere oder basale Theil der Borste weicher ist als der äußere, — das geht besonders aus dem Verhalten der Borstensubstanz gegen chemische Reagentien und Druck hervor.

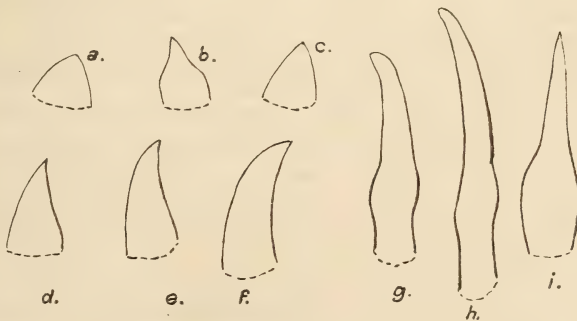
Die Borsten haben eine hellgelbe Farbe und, wie zuerst E. HERING (1856) gezeigt hat, nicht alle dieselbe Gestalt. Die meisten unterscheiden sich indessen nur durch ihre Größe von einander. Sie sind allgemein schwach S-förmig gebogen und zeigen eine Verdickung nicht in der Mitte, sondern gewöhnlich etwas distal von ihr (Fig. 1 und 2, Taf. XXXIII und Textfig. 1 *Vd*).

Das äußere, distale Ende der Borsten ist im Allgemeinen etwas spitzig und dünner als das Wurzelende, welches etwas abgerundet abschließt.

Abweichend von den zugespitzten Borsten verhalten sich, abgesehen von den Größenunterschieden, besonders diejenigen des Clitellums, welche dünner, doppelt so lang als die größten der ersteren, fein nadelartig auslaufend, ohne Spur einer mittleren Verdickung und S-förmigen Biegung, nur mit dem gebogenen inneren Ende tief in den Körper eingesenkt und nicht ausstülplbar sind. Diesen haarförmigen Borsten ähnliche können auch ausnahmsweise in andern Segmenten, als in denen des Clitellums vorkommen; so fand ich sie z. B. bei *Lumbricus terrestris* L., Müll. im 11. und 25. Segment in der ventralen und im 24. in der dorsalen Reihe. Bei andern Exemplaren waren in denselben Segmenten gewöhnliche Borsten.

Die Borstengröße ist, wenigstens bei den erwachsenen Würmern von mindestens 125 Segmenten, an den verschiedenen Körpertheilen verschieden. Im Allgemeinen sind die Borsten der vorderen fünf Segmente kürzer (500—600 μ lang bei einer Dicke von 50—60 μ), die des fünften bis zehnten Segmentes länger (mehr als 1 mm lang bei einer Dicke von 120—150 μ), als die aller andern Segmente. Die Borsten der dorsalen Längsreihen sind immer größer, bisweilen doppelt so groß, als die der ventralen (Textfig. 1 d, e).

Die Ersatzborsten und eben so die jungen Borsten in den hintersten Schwanzsegmenten und die noch nicht erwachsener Individuen treten zuerst als kegelförmige Gebilde auf (Textfig. 2 a), welche während



Textfig. 2.

Die Kontouren der Ersatzborsten in den verschiedenen Entwicklungsstadien (a, c, d und e mit Zeichenapparat angefertigt). Vergr. 305.

ihres weiteren Wachsthum alle Übergangsformen zu der gewöhnlichen Hakenform zeigen (Textfig. 2 a—i).

Die meisten Forscher, welche sich mit dem Studium der Regenwürmer beschäftigten, beschrieben die Borsten als homogene chitin-

ähnliche Gebilde, ohne sich mit ihrem feineren Bau eingehender zu beschäftigen (HOFFMEISTER, 1845, D' UDEKEM, 1855, CLAPARÈDE, 1862, EISEN, 1871, PERRIER, 1872, QUATREFAGES et VAILLANT, 1890, CERFONTAINE, 1890, BEDDARD, 1895, wie auch ROSA, 1882 und MICHAELSEN, 1900). Die wenigen, welche auf den feineren Bau eingingen, erklärten sie fast einstimmig für fibrillär strukturiert. So hat VEJDOVSKÝ, 1884, als Erster (SPENGEL hat allerdings schon 1880 dieselbe Ansicht für die Borsten von *Echiurus* und NANSSEN 1885 für *Myxostoma* ausgesprochen) mit besonderer Bestimmtheit bemerkt, dass »jede Borste von *Lumbricus* aus inneren, dicht an einander liegenden, sehr feinen Fibrillen, die deutlicher an alten und vornehmlich an verbrauchten Borsten zum Vorschein kommen«, besteht.

Die auf VEJDOVSKÝ folgenden Beobachter schlossen sich seiner Ansicht vollkommen an. Schon eine oberflächliche Untersuchung, besonders der alten Borsten, unter der Lupe zeigt, dass sie nicht homogen sind. Die genauere mikroskopische Untersuchung der frischen Borsten zeigt manchmal eine ganz feine, aber gut erkennbare Längsstreifung, oder longitudinale, später gaserfüllte Spalthöhlen der Borste in ihrem dicksten Theil und in der Wurzel. Andererseits tritt bei oberflächlicher Betrachtung, je nach dem Alter der Borste, mehr oder weniger deutlich eine Querschichtung, d. h. ein Alterniren meist sehr feiner, etwas verschieden lichtbrechender, hellerer und dunklerer Querzonen hervor. Diese Querstreifung ist besonders im Wurzelabschnitt und im Innern des distalen Abschnitts der Borste erkennbar (Fig. 1, Taf. XXXIII, *Qs*). Die Wurzelhälfte der frischen Borsten lässt außer einer Querstreifung meist eine gut entwickelte feine Längsstreifung erkennen, welche manchmal bis zur mittleren Verdickung verfolgt werden kann (Fig. 1, Taf. XXXIII, *Ls*).

Die mittlere Verdickung und der distale Abschnitt der Borste zeigt diese Querstreifung viel seltener. Die verschiedene Lichtbrechung der abwechselnden Querschichten ist offenbar eine Folge verschiedener Dichtigkeit der Borstensubstanz, d. h. die Borste ist nicht homogen, sondern besitzt noch eine besondere feinere Struktur, wie auch schon die früheren Forscher angegeben haben (VEJDOVSKÝ, 1884, EISIG, 1887).

Meine nach verschiedenen Methoden angestellten Untersuchungen haben ergeben, daß sowohl das Alterniren der hellen und dunklen Querstreifen wie die feine Längsstreifung, welche früher als Beweis des fibrillären Baues galt, durch zahlreiche, feinste Hohlräumchen

hervorgerufen werden; die Borste also einen feinwabigen oder alveolären Bau besitzt.

Ganz junge Borsten erscheinen im frischen Zustande ganz homogen und nur mit Hilfe verschiedener Methoden erkennt man eine feinere Struktur derselben.

Zuerst wurden die ganz entwickelten, hakenförmigen Borsten untersucht.

Von allen Methoden erwiesen sich Austrocknung der Borsten, schwaches Erhitzen im trockenen Zustand oder Maceration als am meisten geeignet, die Strukturen deutlich hervortreten zu lassen.

Zum Austrocknen wurden die Borsten entweder im trockenen Zustande auf einen Objektträger gelegt und, nur mit einem Uhrglas zum Schutz gegen Staub bedeckt, für 1—2 Tage auf den Wärmeschrank (40—50° C.) gestellt; oder sie wurden in Xylol unter die Luftpumpe gebracht und im Vacuum getrocknet. Hierauf folgte in beiden Fällen sofortige Übertragung in gewöhnlichen oder in vorher auf dem Deckglas erhitzten Kanadabalsam, welch' letzterer so rasch erhärtet, dass er nicht in alle Spalten und gaserfüllten Räumchen oder Alveolen eindringt. Die ausgetrockneten Borsten zeigen keine Veränderung ihrer äußeren Form und Gestalt; nur entsteht manchmal bei zweitägigem Aufenthalt auf dem Wärmeschrank eine ganz schwache Braunfärbung.

Die Untersuchung solcher getrockneter, nur mit einem Deckglas bedeckter Borsten in Luft oder in Kanadabalsam zeigt eine große Menge kleiner gaserfüllter Räumchen in ihrem Innern. Selten finden sich vereinzelt Bläschen im innern Theile, sondern fast immer Längsreihen zusammenhängender, also Bläschenkettchen. Oft aber verschmelzen diese Bläschen der Ketten gänzlich zu Längsröhrchen (Fig. 8, 15 u. 17, Taf. XXXIII, *Lr*), welche an einem oder beiden Enden in successiv sich verkleinernde Einzelbläschen zerfallen können (Fig. 8 u. 17, Taf. XXXIII, *Bl*). Im optischen Längsschnitt treten die Grenzlinien dieser Röhrchen, meist als scharfe, gerade Linien hervor, so dass das ganze Röhrchen ein gleichmäßiges Lumen besitzen muss.

Manchmal aber ist die Verschmelzung der einzelnen gaserfüllten Räumchen unvollständig; in diesem Falle (Fig. 8, vgl. mit Fig. 16, Taf. XXXIII) erscheint das Lumen der Röhrchen perlchnurförmig.

Die Oberfläche des distalen vorstreckbaren Abschnitts der Borste zeigt weniger Röhrchen und Bläschenkettchen, aber auch hier kann man leicht Stellen finden, welche die gaserfüllten Räumchen sehr schön zeigen und zwar treten die einzelnen Waben, als kleinste gaserfüllte

Räumchen eingebettet in eine strukturlose Substanz schön hervor (Fig. 15, Taf. XXXIII *Bt*).

Meistens findet sich neben den Längsreihen von Bläschen und den Längsröhrchen noch eine Anordnung der gaserfüllten Räumchen mehr oder weniger senkrecht zu der Längsachse der Borste (Fig. 17, Taf. XXXIII, *Qbt*). Dadurch erklärt sich das Alterniren heller und dunkler Querstreifen. Die Gaserfüllung in der Querrichtung tritt fast immer in den Querstreifen auf, welche bei tiefer Tubuseinstellung heller, also schwächer lichtbrechend sind. Hieraus geht einerseits hervor, dass die hellen Querstreifen aus weniger dichter Substanz bestehen, und andererseits, dass die Wände der Hohlräumchen in den hellen Streifen feiner sind, als diejenigen der dunkleren Streifen, d. h. also, die dunkleren Schichten sind überhaupt dichter als die hellen. Besonders bemerkenswerth ist, dass bei den quergeordneten Bläschen niemals eine Verschmelzung zu Röhrchen beobachtet wurde. Bläschenkette sind auch in dieser Richtung seltener als einzelne Bläschen. Man kann also vermuthen, dass die Wabenwände, welche quer zur Richtung der Längsachse der Borsten ziehen, viel zarter und zerreibar sind (was das häufige Auftreten von Längsröhrchen erklärt), als die parallel der Längsachse verlaufenden Wände.

Ferner ist noch zu bemerken, dass eben sowohl bei den ausgetrockneten, als auch bei den weiterhin zu betrachtenden erhitzten Borsten die längsgerichteten gaserfüllten Röhrchen und Wabenketten streng parallel zu einander verlaufen (Figg. 2, 3, 15 u. 18, Taf. XXXIII, *Lr*), nicht aber parallel der Längsachse der Borste, sondern in etwas schiefer Richtung zu derselben (was besonders an Fig. 16, Taf. XXXIII sichtbar ist). Ihre Richtung fällt mit derjenigen der anscheinenden Fibrillen zusammen.

In einigen Fällen zeigten lange im Vacuum getrocknete große Borsten, die in geschmolzenen Kanadabalsam eingebettet waren, ein schönes Irisiren. Dieses Irisiren, welches in demjenigen Theil der Borste, der bis zur Oberfläche sehr stark mit Gas erfüllt ist, auftritt, kann als eine Folge der verschiedenen Lichtbrechung in den kleinen gaserfüllten Hohlräumchen der oberflächlichen Schicht gedeutet werden. Aus demselben Grunde irisiren auch die Haare von *Aphrodite* (s. II. Theil).

Die gaserfüllten Räumchen und Längsröhrchen treten beim Erhitzen der Borsten noch viel reichlicher auf als bei einfachem Austrocknen. Zu diesem Behufe werden die frischen oder in Xylol befindliche Borsten auf einem Objektträger über der sehr kleinen

Flamme eines Bunsenbrenners einige Minuten erhitzt. Wie nach der Austrocknung, wurden die erhitzten Borsten direkt in gewöhnlichen oder geschmolzenen Kanadabalsam eingeschlossen.

Durch die Hitze treten in der Substanz der Borste, welche jetzt eine hell- oder dunkelbraune Farbe annimmt, eine Menge feinsten Hohlräumchen auf, so dass die feinwabige Struktur besonders klar hervortritt (Figg. 10, 18 und 19, Taf. XXXIII). Die äußere Form der erhitzten Borste ist entweder unverändert oder ein wenig geschrumpft (Fig. 3, Taf. XXXIII). An der Oberfläche bildet sich manchmal eine feine Schicht von wabiger Struktur, welche das Bild eines wabignetzigen Gewebes bietet. Zuweilen treten hier zahlreiche Räumchen auf, welche ziemlich von einander entfernt sind (wie in Fig. 19, Taf. XXXIII, *Jbl*); in günstigen Fällen zeigt sich aber, dass die Oberfläche der Borste aus einzelnen Waben besteht, welche mit Gas erfüllt sind, daher bei hoher Einstellung dunkel, bei tiefer hell erscheinen (Fig. 10, Taf. XXXIII, *a* u. *b*). Wenn man die Borste, welche ein solches Bild zeigt, im optischen Längsschnitt betrachtet, so sieht man diese äußerste Schicht im optischen Durchschnitt als eine mit einem Alveolarsaum vergleichbare Wabenreihe (Fig. 9, Taf. XXXIII, *Alv*).

Das gewöhnliche Bild der Längsröhrchen oder Alveolenketten, sowie die dunklen und hellen Querstreifen, zeigt sich im ganzen Inneren des Basaltheils der Borste. In dem distalen Borstenabschnitt sind diese Gebilde dagegen, eben so wie bei dem Austrocknen, an der Oberfläche spärlicher als im Innern; doch tritt auch in dem äußeren Abschnitt der Borsten die Wabenstruktur unter gewissen Bedingungen recht deutlich hervor (Figg. 2 und 15, Taf. XXXIII, *Lr*).

Wegen des Auftretens von Spalten und Rissen im Innern der Borste beim Erhitzen tritt häufig ein Verschmelzen der gaserfüllten Räumchen zu größeren Lücken (oder Räumen) hervor. Diese Erscheinung zeigt sich besonders in der mittleren Verdickung und am Wurzelende.

Dass die Borstensubstanz wirklich Wasser oder eine andere Flüssigkeit enthält, kann man durch Pressen der frischen Borsten zwischen zwei Objektträgern beweisen, oder dadurch, dass man mit einem Glasstabe die auf einen Objektträger gelegte frische Borste kräftig presst. Dabei werden die Borsten in eine platte, von Spalten durchzogene Masse verwandelt. In solchen stark zwischen Objektträgern gepressten Borsten treten jedoch gleichzeitig gaserfüllte Bläschen und die andern gaserfüllten Hohlräume auf. Unter günstigen Umständen kann man dann bei Druck auf das Deckglas eine geringe,

aber sichere Bewegung dieser Bläschen in den Spalten wahrnehmen. Also befindet sich in den Spalten selbst irgend eine Flüssigkeit (Fig. 20, Taf. XXXIII). Sehr starke Pressung zwischen den Objektträgern oder mit dem Glasstab lässt die ganz frische Borste in viele kleine, abgeplattete Stückchen zerfallen; auch in diesen letzteren treten Spalten mit flüssigem Inhalt oder mit Bläschen auf (siehe Fig. 20, Taf. XXXIII).

Das Wurzelende der Borste, welches schon früher als weich im Vergleich mit der Spitze bezeichnet war, zeigt beim Pressen besonders viel Spalten, — die Spitze aber, besonders die sehr alter Borsten, widersteht der Pressung besser. Wenn das Wurzelende schon gänzlich in eine platte Masse verwandelt ist, sieht die Spitze fast noch unverändert aus. Sie zerfällt auch schwerer in abgeplattete Fragmente, dagegen öfter in kleine pulverige Bruchstücke. Die Menge der Flüssigkeit ist in der Borstenspitze geringer als in dem Wurzelende.

Zur Maceration der Borsten wurden 37 %ige Salzsäure, 35 %ige Kalilauge, 99 $\frac{1}{2}$ %ige Essigsäure und Eau de Javelle benutzt.

Die Wirkung der 37 %igen Salzsäure auf frische Borsten in der Kälte geht langsam vor sich; beim Kochen mit dieser Salzsäure im Reagensglas dagegen wird die Borste schon nach $\frac{1}{4}$ Stunde zum Theil aufgelöst, wobei die Borsten unter Aufquellung stark deformirt werden. Wie schon oben angegeben, haben ganz frische Borsten eine hellgelbe Farbe, welche bei den älteren etwas dunkler wird. Nach der Einwirkung von Salzsäure und auch von allen andern macerirenden Reagentien verschwindet diese Farbe vollständig, so dass, wie Fig. 22, Taf. XXXIII zeigt, die Borsten ganz farblos werden.

Bei 1 $\frac{1}{2}$ —2ständigem Erhitzen der Borsten in 37 %iger Salzsäure auf dem Wasserbade werden sie völlig gelöst. Die durch Erhitzen mit Salzsäure deformirten Borsten (wie in Fig. 22, Taf. XXXIII) zeigen bei Untersuchung in Wasser zuweilen einen schönen, sehr fein streifigen Bau (Fig. 11 u. 22, Taf. XXXIII, *F*). Die Streifen verlaufen schief zur Borstenachse (Fig. 23 *a*, Taf. XXXIII). Bei Betrachtung solcher Borsten im optischen Längsschnitt zeigen die peripherischen Theile keine oder nur eine undeutliche Struktur. Dagegen kann man an der Oberfläche eine wabige Struktur unmittelbar als Alveolarschicht sehr gut erkennen (Taf. XXXIII, Fig. 23 *a*, *Rp* und Fig. 7). Im Innern der Borste zwischen den Streifen treten einige gaserfüllte Hohlräumchen hervor. Dann sieht man (wie Fig. 23 *b*, Taf. XXXIII zeigt) bei starken Vergrößerungen, dass die Hohlräume von feinen Linien durchzogen sind. Genauere Betrachtung zeigt, dass diese

Linien feine Äste, welche sich von den Streifen abzweigen, sind (Fig. 23 b, Taf. XXXIII, Ae). Indessen empfiehlt sich, wegen der zu starken Wirkung der Salzsäure auf die Borstensubstanz, die Maceration in Salzsäure nur wenig.

Behandlung der Borsten mit 35 %iger Kalilauge bei 40–50° C. oder 5–10 Minuten langes Kochen in dieser Kalilauge, bewirkt eine totale Veränderung der äußeren Form. Die Borste ist jetzt unter starker Quellung sehr in der Längsrichtung geschrumpft, ganz kurz und dick, sackförmig geworden (Textfig. 3).

In diesen, mit starker Kalilauge behandelten, wie in den mit 1 %iger Kalilauge isolirten Borsten findet man stets einen eigenartigen Niederschlag, welcher sich bei genauer Untersuchung als eine Menge von Kryställchen, isolirten oder zusammenhängenden, hexagonalen Plättchen, erweist (Figg. 12, 13 u. 14, Taf. XXXIII, K). Diese Kryställchen lösen sich in 50 %iger Essigsäure leicht auf, dann bleibt die deformirte und jetzt auch farblose Borste ganz durchsichtig zurück. Weiteres über Kryställchen s. unten.

Bei Behandlung mit ca. 50 %iger Essigsäure werden diese schon verkürzten Borsten noch kürzer und dicker; dies weist auf weitere Quellung unter Verkürzung hin. Nach längerem Aufenthalt in der Essigsäure werden die Borsten oval und mehr oder weniger platt.

Nicht nur die mit Kalilauge behandelten Borsten, sondern auch die frischen, quellen schon in 50 %iger Essigsäure mit oder ohne Verkürzung. Darauf folgende zehntägige Behandlung mit 99 1/2 %iger Essigsäure bewirkt keine weitere Veränderung oder Lösung der in 50 %iger Essigsäure gequollenen Borsten. Die Borstenbreite erreicht schon nach 1–1 1/2 Stunden das Maximum der Quellung. Die gleichen Quellungserscheinungen treten überhaupt bei der Einwirkung aller lösenden Reagentien ein. Folgende Tabelle zeigt die Länge und Dicke von frischen Borsten vor und nach der Einwirkung von 99 1/2 %iger Essigsäure, 35 %iger Kalilauge und 37 %iger Salzsäure in der Kälte.

Die weitere Zerklopfung der durch Kali und Essigsäure deformirten Borsten giebt ähnliche Resultate wie nach kurzer (ca. 1/4 St.) Behandlung mit Eau de Javelle, welches zweifellos am besten wirkt,



Textfig. 3.

Eine Borste nach 1/4stündiger Behandl. mit 35 procentiger Kalilauge bei 40 bis 50° C. Etwas schematisirt. Vsp, frühere äußerste Spitze der frischen Borste. Vergr. 305.

		Länge	Dicke			Länge	Dicke			Länge	Dicke	
37 0/10ige Salzsäure	vor Einwirkung	675 μ	62 μ	35 0/10ige Kalilauge	vor Einwirkung	968 μ	80 μ	99 1/2 0/10ige Essigsäure	vor Einwirkung	1000 μ	86 μ	I
	nach 4 Stunden	649 μ	89 μ		nach 4 Stunden	968 μ	128 μ		nach 4 Stunden	1000 μ	128 μ	
	nach 48 Stunden	630 μ	96 μ		nach 48 Stunden	975 μ	121 μ		nach 48 Stunden	987 μ	140 μ	
	vor Einwirkung	777 μ	74 μ		vor Einwirkung	727 μ	66 μ		vor Einwirkung	851 μ	75 μ	II
	nach 4 Stunden	751 μ	92 μ		nach 4 Stunden	725 μ	81 μ		nach 4 Stunden	890 μ	86 μ	
	nach 48 Stunden	749 μ	115 μ		nach 48 Stunden	714 μ	98 μ		nach 48 Stunden	872 μ	112 μ	
	vor Einwirkung	811 μ	83 μ		vor Einwirkung	991 μ	77 μ		vor Einwirkung	1104 μ	75 μ	III
	nach 4 Stunden	798 μ	109 μ		nach 4 Stunden	982 μ	91 μ		nach 4 Stunden	1122 μ	100 μ	
	I	II	III		I	II	III		I	II	III	
Veränderung in Länge	— 45	— 28	— 13	Veränderung der Länge	+ 7	— 13	— 9	Veränderung in Länge	— 13	+ 21	+ 18	
Veränderung in Dicke	+ 34	+ 41	+ 26	Veränderung der Dicke	+ 41	+ 32	+ 14	Veränderung in Dicke	+ 54	+ 37	+ 25	

wesswegen die mit letzterer Macerationsflüssigkeit erhaltenen Resultate vorwiegend berücksichtigt werden sollen. Schon nach einer halben Stunde in der Kälte oder noch rascher bei 40—50° C. erweicht und deformiert starkes Eau de Javelle die Borsten äußerlich eben so wie die 35 %ige Kalilauge zu langovalen Gebilden, aber die Einwirkung ist noch stärker, denn die Borsten werden sehr brüchig.

Bis zur Hälfte oder noch mehr verdünntes Eau de Javelle wirkt in derselben Art jedoch erst nach ca. 1½—2 Stunden. Ein Aufenthalt von mehr als 12 Stunden in starkem Eau de Javelle bewirkt schon Zerfall der Borste in unregelmäßige Partikelchen, welche sich auf dem Boden des Reagensglases absetzen. Die mit Eau de Javelle behandelten, gut ausgewaschenen Borsten können leicht gefärbt werden. Zur Färbung wurden wassergelöstes Gentianaviolett, ½ %ige wässrige Eosinlösung, wässriges Bismarckbraun (½—1 % oder stärker), Eisenhämatoxylin (2—3 stündiger Aufenthalt in 2 %igem Eisenalaun, kurzes Auswaschen in Wasser und eintägige Färbung in 1 % wässrigem Hämatoxylin), Orcein, Säurefuchsin (80 % in Alk.), Thionin (½ % in Wasser), Methylenblau und Safranin benutzt. Die fünf letztgenannten Farben färben die Borsten sehr schlecht, Dahlialösung in Alkohol gar nicht. Triphenylrosanilintrisulfosaures Natron giebt eine gute Blaufärbung, besonders der Oberfläche. Am besten für die Untersuchung der zerklopfen Borsten eignen sich Gentianaviolett und Bismarckbraun.

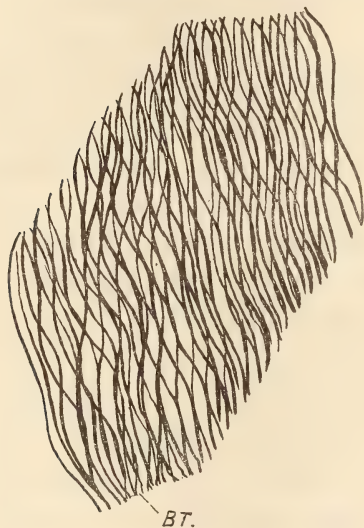
Die gefärbten Borsten werden am besten in Wasser untersucht mit Paraffinverschluss des Deckglases. Durch schwaches Klopfen auf das Deckglas kann man den Zerfall der Borste in fibrillarähnliche Fragmente bewirken. Die Überführung in Kanadabalsam ist wegen der Feinheit der Fragmente und des geringen Unterschiedes der Lichtbrechung nicht ratsam. Die Borsten können auch ungefärbt zerklopft und dann erst gefärbt werden.

Schon nach mäßigem Zerklopfen zeigt sich bei schwacher Vergrößerung ein gut ausgeprägter fibrillärer Bau. Aber, wie schon an den getrockneten und bei den mit Salzsäure behandelten Präparaten erkannt wurde, laufen die Fibrillen nicht parallel der Längsachse. Textfig. 4 zeigt, dass die Fibrillen, aus welchen die Borste zu bestehen scheint, etwas schräg zur Achse, spiralig oder kreuzstreifig angeordnet sind.

Da, wie schon früher gesagt, die längsverlaufenden Wände der Alveolen dichter sind, ist das Auftreten der Fibrillen durch die ganze Substanz der Borste bei Zerfall der letzteren nach Einwirkung auf-

lösender Reagentien in Einklang mit der Alveolarstruktur; denn die dickeren Längswände widerstehen länger als die zarteren Querwändchen.

Die Vorstellung eines netzigen Balken- oder Schwammgerüstwerkes erweist sich bei genauerem Studium als falsch; denn in einigen günstigen Fällen treten bei besonders starker Färbung (z. B. nach



Textfig. 4.

Eine mit Eau de Javelle macerirte Borste nach schwachem Zerklopfen in Wasser. Richtung der Fibrillen mit Zeichenapparat angefertigt. Etwas schematisirt. Vergr. 610. BT, basaler Theil der Borste.

Eisenhämatoxylin) in den ungefärbten Räumen zwischen dem anscheinend netzförmig angeordneten Fibrillenwerk, auch die schwach gefärbten Querwände hervor, welche die benachbarten Fibrillen verbinden (Figg. 1 und 3, Taf. XXXIV).

Nach stärkerem und längerem Zerklopfen zerfällt die ganze Borste meist in eine Masse ungemein feiner Fibrillen. Die auf den ersten Blick fast immer als sehr feine, glatte Elemente erscheinenden Fibrillen ergeben bei genauester Untersuchung, dass isolirte Fibrillen als solche wahrscheinlich nicht existiren, indem die Fibrillen zuweilen deutlich die Reste der sich verbindenden, meist aber zerstörten Querbälkchen zeigen. Diese Reste der Querverbindungen zwischen den

benachbarten Fibrillen kann man nur bei stärksten Färbungen und Vergrößerungen (Immers. $\frac{1}{12}$, Oc. 18 etc.) und günstiger Beleuchtung erkennen (Figg. 1 und 3, Taf. XXXIV, Q). Scheinbar ganz glatte Fibrillen ohne Reste der Querverbindungen besitzen häufig wenigstens Knotenpünktchen mit Resten der abgehenden Querwände oder, was häufiger ist, man kann, wenn man das Zerklopfen so weit treibt, dass die Borste in feines Pulver zerfällt, Fragmente des Wabengerüstes bekommen und zwar sieht man dann, von den kleinen Knotenpünktchen gewöhnlich drei Fasern ausgehen.

Die Richtung der Fibrillen ist im Einklang mit der Richtung der oberflächlichen Strichelung der deformirten Borsten. Wenn die mit 35% iger Kalilauge behandelte Borste ca. $\frac{1}{2}$ Stunde mit 99% iger Essigsäure ausgewaschen und hierauf gefärbt wird (mit Eosin, Gen-

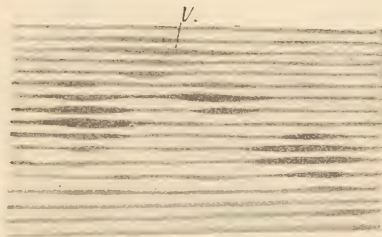
tianaviolett oder triphenylrosanilintrisulphosäurem Natron), so tritt schon bei schwachen Vergrößerungen eine gut sichtbare Streifung hervor. Diese Streifung ist schief spiralig, so dass die Fasern der beiden Oberflächen sich kreuzen. Die Streifen selbst sind nicht gleichmäßig dick, sondern mit lokalen wellenförmigen Verdickungen versehen, wodurch auf der ganzen Oberfläche zerstreute Flecken entstehen (Fig. 4, Taf. XXXIII und Textfig. 5). Dasselbe Bild aber kann man sehr leicht erhalten, wenn man die Borste erst mit Eau de Javelle oder 35%iger Kalilauge behandelt und hierauf mit auflösenden Mitteln, wie z. B. schwacher Salzsäure oder Schwefelsäure. Dann zerfließt das ganze Innere der Borste und an günstigen Stellen kann man leicht die parallelen Streifen mit oder ohne wellenförmigen Verdickungen sehen (Fig. 11, Taf. XXXIII). Diese Streifen zerfallen aber weiterhin in einzelne oder zusammenhängende Fibrillen, entweder von selbst oder durch Zerklopfen.

Die äußere Streifung ist nicht anders als die oberflächlichste Schicht der »Fibrillen«, welche von den andern, inneren nicht verschieden sind. Bei Einwirkung von 99%iger Essigsäure

(ca. 3—5 Stunden) auf Borsten, die lange (bis 3 Tage) mit 35%iger Kalilauge behandelt waren, waren nur die oberflächlichen »Fibrillen« sichtbar. Obwohl also, wie es scheint, die inneren Fibrillen leichter durch Essigsäure undeutlich werden, kann man doch nicht von einer besonderen Borstenhülle reden, denn die äußeren und inneren Borstenregionen verhalten sich im Übrigen ganz gleich (was schon wegen des Vorkommens der alveolarsaumähnlichen Schicht an ausgetrockneten Borsten vermuthet werden konnte).

Sowohl Querschnitte der Borsten, als auch besonders Längsschnitte, sind wegen der Härte der Substanz nicht leicht herzustellen.

Schnitte, welche durch die in Gummiglycerin an der Luft eingetrockneten Borsten mit dem Rasiermesser angefertigt waren, ergaben nicht viel Bemerkenswerthes hinsichtlich der Struktur, da es unmöglich war sehr feine Schnitte zu erhalten. Mikrotomschnitte durch die in Paraffin eingebetteten Borstentaschen und Borsten konnten für voll ausgebildete Borsten alter Regenwürmer nicht dünner als 10 μ Dicke



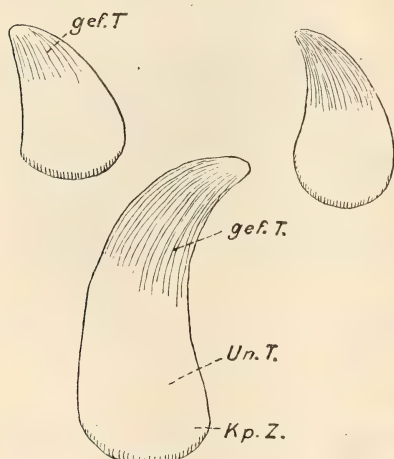
Textfig. 5.

Eine Stelle der Oberfläche einer mit 35%iger Kalilauge behandelten Borste nach ca. 2-stündiger Auswaschung mit ca. 10%iger Essigsäure. Vergr. 1160.

erhalten werden. Längsschnitte zeigten den fibrillären Bau zuweilen recht deutlich. Die Querschnitte derartiger Borsten lassen, wenn günstig, die Struktur als ein feines Netzwerk erkennen.

Dagegen zeigen Querschnitte durch junge Borsten, Ersatzborsten oder Borsten des letzten Schwanzsegmentes in besonders günstigen Fällen eine schöne, unzweifelhafte Alveolarstruktur (Fig. 4, Taf. XXXIV).

Die jungen Borsten, welche in den Ersatzborstentaschen sitzen, zeigen dieselbe Struktur, wie die entwickelten Borsten. Die jungen Borsten färben sich im Allgemeinen sehr stark, besonders mit Genvianviolett, Eosin und Boraxkarmin. Es färbt sich aber nicht die ganze Borste, sondern besonders die Spitze (Textfig. 6). Die Basis



Textfig. 6.

Umrisse junger Ersatzborsten. *gef. T.*, durch die Farben färbbarer Theil; *Kp. Z.*, kappenartige Zone mit deutlicher Längsstreifung, mit welcher die Borste auf der Bildungszelle sitzt; *Un. T.*, nicht färbbarer Theil. Zeichenapparat. Vergr. 610.

aller jungen oder auch ziemlich entwickelten Borsten, besonders derjenigen, die in Ersatzborstentaschen sitzen, unterscheidet sich vom übrigen Theil der Borste durch starkes Hervortreten des längsfibrillären Aussehens. Dort grenzt sich eine schmale kappenartige Zone (Textfig. 6 *Kp. Z.*) ab, die die Streifung viel deutlicher zeigt, sich auch mit verschiedenen Farbstoffen intensiv färbt, während der darauf folgende Theil der Borste (*Un. T.*) ganz ungefärbt bleibt. Diese Zone sitzt in dem Protoplasma der Bildungszelle und ist zweifellos der in der Bildung begriffene Theil der Borste, wo die Entwicklung der Borstensubstanz noch unvollkommen ist. Durch das Vorkom-

men einer solchen Zone kann man also sofort bei jeder Borste erkennen, in welchem Entwicklungsstadium sie sich befindet. Ist sie nicht vorhanden, so ist die Borste vollständig entwickelt; ist sie aber vorhanden, so schreitet die Entwicklung noch fort.

Die ganz jungen Borsten, welche wie dreieckige, kegelartige Gebilde aussehen, zeigen ohne besondere Behandlung auf Schnitten gewöhnlich nur an der Basis, die mit der Bildungszelle in Berührung steht, eine niedere längsstreifige Zone. Sobald aber die Borste stärker heranwächst, entwickelt sich sofort eine sehr stark hervortretende

Längsstreifung des distalen Endes, während die Wurzel, abgesehen von der erwähnten Basalzone, ungestreift ist (Fig. 21, Taf. XXXIII, *Lf*). Das kann man schon an ungefärbten, besonders aber an gefärbten Objekten sehr schön erkennen.

Mehr entwickelte Borsten¹, bei welchen die mittlere Verdickung schon sichtbar ist (Textfig. 2 *g—i*), unterscheiden sich nicht in ihrem feineren Bau von vollständig entwickelten.

Die chemische Prüfung der Borstensubstanz ergab Resultate, welche zum Theil mit denen E. GOODRICH's (1897) übereinstimmen.

GOODRICH fand, dass die Borsten von *Lumbricus*-Arten bei Behandlung mit MILLON's Reagens roth werden; dass sie die Xanthoprotein-Reaktion mit oranger Farbe geben und sich in starker Schwefelsäure und rauchender Salzsäure (bis auf einen geringen Rest) lösen. Heißes Wasser, Alkohol, Äther, Ätzkali, Essigsäure lösen dagegen die frischen Borsten nicht. GOODRICH's Ansicht ist, dass die Borsten wahrscheinlich aus Chitin oder einer nahe verwandten Substanz bestehen, denn sie sind unlöslich in Ätzalkalien und theilweise löslich in rauchender Salzsäure.

Eigene Untersuchungen ergaben zunächst, dass die frischen Borsten die charakteristischen Eiweißreaktionen geben. Sie werden roth bei Erhitzen mit MILLON's Reagens, orange bei der Xanthoprotein-Probe, violett bei der Biuretkreaktion und geben auch die Furfurolreaktion mit karminrother Farbe. (Eine frische Borste wurde mit 1 %iger Thymollösung in 95° Alkohol behandelt, dabei nahm sie eine grüne Farbe an; dieselbe ging nach Zusatz von 89 %iger Schwefelsäure in eine karminrothe über.)

Die durch MILLON's Reagens hervorgerufene Färbung erstreckt sich nicht gleichmäßig durch die Borstensubstanz. Vielmehr ist der distale Abschnitt der Borste nur schwach rosa gefärbt, während der innere, wie Fig. 2, Taf. XXXIV zeigt, und besonders seine oberflächliche Region und zum Theil die mittlere Verdickung stark roth gefärbt sind.

Was die Löslichkeit der Borsten betrifft, so wirkt 50 %ige Schwefelsäure in der Kälte nicht auf frische Borsten, aber schon

¹ Clitellumborsten haben dieselbe feinere Struktur, wie die S-förmig gebogenen. Nach kurzer Erhitzung über der Flamme treten in feinen Clitellumborsten dieselben Gaserfüllungen auf, welche in S-förmigen Borsten sichtbar wurden. Zwischen den beiden Bildern der Gaserfüllungen ist kein Unterschied. Man darf vermuthen, dass der Bau der Clitellum- und der gewöhnlichen S-förmigen Borsten derselbe ist.

nach leichter Erwärmung; 37 %ige Salzsäure zeigt auch in der Kälte keine bedeutende Wirkung, abgesehen von Veränderungen der Form, nach einstündigem Erhitzen auf dem Wasserbad lösen sich die Borsten gänzlich. 35 %ige Kalilauge bewirkt in der Kälte nur starke Quellung, löst aber nicht. Künstlicher Magensaft zeigt keine Wirkung auf die Borstensubstanz.

Zur Prüfung, ob sich bei Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure Zucker bildet, wurde folgendermaßen verfahren. Die Borsten wurden in ein Paar Tropfen 89 %iger Schwefelsäure gelöst und diese Lösung 25 Stunden auf 40—50° C. erhalten. Die Lösung wurde hierauf ca. zehnmal mit Wasser verdünnt und dann auf dem Wasserbad einige Stunden auf 100° C. erwärmt. Hierauf wurde sie mit kohlensaurem Baryt neutralisirt, der Niederschlag abfiltrirt und dann die Lösung mit einigen Tropfen Kupfersulfat und Natronlauge gekocht. Dabei ergab sich keinerlei Reaktion. Eine Bildung von Zucker war daher nicht nachweisbar.

Wie schon erwähnt wurde, traten nach der Behandlung der Borsten mit Kalilauge verschiedener Konzentration in ihrer Substanz viele kleine Kryställchen auf, gewöhnlich als sechseckige Täfelchen, welche sich schon in ca. 10 %iger Essigsäure lösen (Figg. 12, 13 u. 14, Taf. XXXIII). Ähnliche Kryställchenbildung haben schon BÜTSCHLI (1901) bei Behandlung von Nadeln der Calcispongien und später BIEDERMANN (1901) bei Behandlung jugendlicher Schalen von *Helix* mit konzentrierter Kalilauge beobachtet. Da BÜTSCHLI auch mit Kalkspat dieselbe Erscheinung gefunden hat, vermuthete er, dass diese Kryställchen bei Calcispongien aus einem Doppelsalz von kohlensaurem Kalk und kohlensaurem Kalium bestehen. BIEDERMANN dagegen erhielt bei Behandlung von Dicalciumphosphat mit Kalilauge eben solche hexagonale Täfelchen, wesshalb er vermuthete, dass die Bildung solcher Kryställchen die Gegenwart von phosphorsaurem Kalk anzeigt. Da die Kryställchen der Borsten denen von BÜTSCHLI und BIEDERMANN ziemlich ähnlich sind, lag die Vermuthung näher, dass die Borsten kohlen-sauren oder phosphorsauren Kalk enthalten. Ersteres ist in so fern unwahrscheinlich, als bei Behandlung mit Säuren nie eine Kohlensäureentwicklung beobachtet wird. Zur Prüfung auf Phosphorsäure und Kalk wurde eine Anzahl von frischen Borsten in einem Platinlöffel verascht. Die sehr geringfügige Asche der Borsten wurde in einem Tropfen 37 %iger Salzsäure gelöst. Zum Nachweis der Phosphorsäure wurde die Lösung nach der Neutralisation mit Ammoniak mittels Ammoniummolybdat geprüft. Einigen Tropfen der Lösung

wurde ein Tropfen von Ammoniummolybdatlösung, die mit Salpetersäure angesäuert war, zugegeben. Schon bei gewöhnlicher Temperatur traten die gelben Krystallkörner von Ammoniumphosphormolybdat auf.

Um Calcium nachzuweisen wurden zwei Reaktionen ausgeführt. Zu einem Tropfen der Lösung auf dem Objektträger wurde ein wenig Schwefelsäure zugegeben; nach kurzer Zeit traten kleine Kryställchen und Zwillinge von Calciumsulphat auf. Nach Neutralisation mit Ammoniak wurde die Lösung ferner mit oxalsaurem Ammoniak geprüft. Es traten Kryställchen von Calciumoxalat in großer Menge auf, was die Anwesenheit des Calciums in der Borstensubstanz bewies.

Besonders interessant ist das Verhalten der mit 37%iger Salzsäure behandelten Borsten. Sie geben keine Eiweißreaktion mehr, weder eine Rothfärbung mit Millon-, noch auch die Xanthoprotein- oder Biuretreaktion. Man muss daher vermuthen, dass die Eiweißkörper bei dieser Behandlung der Borsten gelöst werden.

Die mit 35%iger Kalilauge behandelten Borsten schrumpfen in ca. 5—10%iger Salzsäure sehr erheblich, besonders beim Erhitzen; in stärkerer Salzsäure (20—25%iger) lösen sie sich völlig auf. In 50%iger Schwefelsäure lösen sich die Borsten bei Erwärmen schon nach ein paar Minuten auf.

Kupferoxydammoniak löst weder die frischen Borsten, noch die mit Kalilauge oder rauchender Salzsäure behandelten.

Bei Behandlung der mit 35%iger Kalilauge oder 37%iger Salzsäure behandelten Borsten mit Jod treten eigenthümliche Farbenerscheinungen auf. Die mit 1%igem Kali isolirten und mit Wasser ausgewaschenen Borsten wurden in 70° Alkohol konservirt. Nach Auswaschen mit Wasser wurden sie 38 Stunden auf dem Wärmeschrank mit 35%iger Kalilauge behandelt und dann wieder mit Wasser und 99%iger Essigsäure ca. $\frac{1}{4}$ Stunde ausgewaschen. Wenn so behandelte Borsten im Wasserpräparat mit stark verdünnter Jodtinktur behandelt werden, so bekommen sie eine tief violette Farbe. Diese violetten Borsten werden bei vorsichtiger Behandlung mit 50%iger oder noch stärkerer Schwefelsäure braun mit bläulichen Rändern, welche letztere nach längerem Aufenthalt in der Säure verschwinden. Nach Einwirkung von 99 $\frac{1}{2}$ %iger Essigsäure geht die violette Farbe, welche die Jodtinktur erzeugt hat, in Roth über.

Wenn zu den mit Kalilauge und Essigsäure behandelten Borsten Chlorzinkjod gesetzt wird, so erhält man eine rothviolette Färbung, welche durch 50%ige oder stärkere Schwefelsäure in Hellbraun übergeht.

Wurden die mit 1%igem Kali isolierten, in 70° Alkohol konservierten und gut ausgewaschenen Borsten 16 Stunden mit 35%iger Salzsäure bei ca. 50° behandelt, zwei Tage ausgewaschen und dann mit stark verdünnter Jodtinktur behandelt, so trat keine Färbung mehr auf, auch nicht nach Zusatz von 50%iger Schwefelsäure. Die Borsten blieben so hell und durchsichtig, wie ursprünglich. Chlorzinkjod bewirkt in solchen Borsten eine hellbraune kaffeeähnliche Färbung, welche nach Zusatz von 50 oder 89%iger Schwefelsäure nach $\frac{1}{2}$ Stunde in eine mehr gelbbraune übergeht.

Diese Reaktionen zeigen, dass die Borsten jedenfalls nicht aus einer einheitlichen Substanz bestehen, sondern aus mindestens zwei. Die eine derselben zeigt die Reaktionen der Eiweißkörper. Die andere kann schwerlich Chitin sein, wie der Mangel der Zuckerbildung bei Behandlung mit Schwefelsäure ergibt.

II. Untersuchungen über Strukturen der Borsten einiger Polychäten.

Weitere Strukturuntersuchungen wurden zu Vergleichszwecken an Borsten einiger Polychäten vorgenommen. Untersucht wurden die Borsten von *Nereis pelagica* L., *Aphrodite aculeata* L. (sowie die Filzhaare) und *Spirographis Spallanzanii* Vir. Der innere Bau ist bei den drei Arten fast gleich, und auch die Borsten anderer Formen (z. B. *Heteronereis*) ergaben nicht wesentlich Neues.

Die Untersuchungsmethoden waren dieselben, wie bei den Regenwurmborsten, also, abgesehen von der Untersuchung der frischen Borsten in Wasser, Austrocknung auf dem Objektträger in der Kälte, bei 40—50° C. oder aus Xylol im Vacuum, schwaches Erhitzen mit folgender Einbettung in flüssigen oder geschmolzenen Kanadabalsam, außerdem nach Pressung mit dem Glasstab oder Objektträger, Maceration und endlich Untersuchung feiner Schnitte.

Das Material stammte von Objekten, die seit dem Jahre 1895 in Alkohol konserviert waren.

1. Borsten von *Nereis pelagica* L.

Die Borsten von *Nereis pelagica* L. gehören zu den sog. zusammengesetzten und kommen in zwei verschiedenen Modifikationen vor. Die erste Modifikation (Fig. 5, Taf. XXXIV, A) hat einen nadelförmigen Endanhang, welcher längs eines Randes mit einer Reihe feiner Härchen besetzt ist; die zweite Modifikation dagegen besitzt einen sichelförmigen Endanhang, dessen konkaver Rand mit dicken

Härchen besetzt ist (Fig. 6, Taf. XXXIV). Diese Endanhänge sitzen auf dem Hauptstamm der Borste in einer besonderen Vertiefung (Fig. 5 und 6, Taf. XXXIV, *Tf*). Letztere erscheint im optischen Längsschnitt als Einsenkung in das vordere Ende des Hauptstammes.

Bei Untersuchung der frischen Borsten mit schwachen Vergrößerungen bemerkt man eine Art Querstreifung im Innern des Haupttheils (Hauptstammes) der Borste, was bei vielen Polychätenborsten der Fall ist. Viele Forscher, wie CLAPARÈDE (1870), EHLERS (1868), EISIG (1887), MCINTOSH (1885), beschrieben dieselben als Borsten mit innerer oder äußerer Querstreifung.

Die genauere mikroskopische Untersuchung der frischen Borsten zeigt, dass die ganze Borste (abgesehen von dem Endanhang) aus zwei Substanzen zu bestehen scheint, und zwar aus einer im Allgemeinen homogenen, aber mehr oder weniger deutlich fein längsgestreiften Grundsubstanz, in welcher parallele Querstreifen einer schwach lichtbrechenden Substanz eingeschlossen sind. Letztere bilden im einfachsten Fall eine einzige axiale Reihe; bisweilen aber, besonders am äußeren Ende des Borstenstammes, da, wo der Anhang sich anfügt, sieben bis zehn Längsreihen (Fig. 14, Taf. XXXIV, *q*).

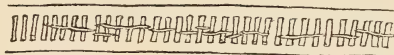
Die Form dieser Querstreifen ist im Allgemeinen biskuitähnlich — länglich, an beiden Enden verdickt und abgerundet, so, dass die zwischen zwei auf einander folgenden Querstreifen befindliche Grundsubstanz eine linsenähnliche Gestalt besitzt; die verdickten Enden der hellen Querstreifen sind bei tiefer Einstellung heller (also schwächer lichtbrechend) als die Mittelpartie (Fig. 7 *q*, Taf. XXXIV).

Bei tiefer Einstellung zeigen die Querstreifen, besonders in ihrer Mittelpartie, gut wahrnehmbare feine Längsbälkchen, wodurch sie in einige kammerartige Gebilde zerlegt werden.

Bei hoher Einstellung sind diese Längsbälkchen schwer zu sehen; dagegen bemerkt man in der Grundsubstanz zwischen den Querstreifen stark hervortretende Längsstreifen in der Borste (Fig. 15, Taf. XXXIV, *Ls*).

Nach 15—18stündigem Aufenthalt in Wasser treten in der Borste längsverlaufende Risse auf, und zwar nicht nur in der Grundsubstanz, sondern auch in den Querstreifen, und zeigen also, dass diese keine flüssigen Gebilde sind (Textfig. 7).

Die Querstreifen sind spärlich oder fehlen ganz in dem basalen



Textfig. 7.

Die Längsspalten in der *Nereis*-Borste nach 18stündigem Aufenthalt im Wasser. Vergr. 107.

Theil des Borstenstammes, der im Parapodium sitzt. Nach dem äußeren Ende zu werden die Querstreifen zwar zahlreicher, aber ihre Breite quer zur Borstenachse wird immer geringer, bis sie schließlich in Reihen immer kleiner werdender Bläschen auslaufen, welche an dem äußersten Ende des Borstenstammes in feine kaum sichtbare Längsstreifen übergehen, die von den übrigen Längsstreifen der Grundsubstanz zu unterscheiden sind (Fig. 14, Taf. XXXIV, *q*). Der Theil der Borsten, welcher im Parapodium steckt, hat, wenn die Querstreifen fehlen, ein verschiedenartiges Aussehen. Manchmal sieht man in seinem Innern längs der Borstenachse entweder einen Hohlraum oder kanalähnliche Gebilde. Manchmal erscheint er aber in seiner ganzen Dicke homogen.

Der Endanhang der Borste zeigt eine gut entwickelte feine Längsstreifung, besonders auf der Oberfläche (Fig. 14, Taf. XXXIV *Ls*), aber keine Spur von inneren Querstreifen.

Im frischen Zustande kann man die Struktur der Borsten nicht erkennen, denn die vielen Längsreihen von Querstreifen und die Längsstreifung der Grundsubstanz machen die Borstensubstanz für genauere Untersuchung sehr ungeeignet (Fig. 15, Taf. XXXIV).

Nach Austrocknen der Borsten auf dem Objektträger (ca. 4 Stunden bei 50—60° oder länger bei gewöhnlicher Temperatur) erscheinen die Querstreifen verändert. Sie zeigen gaserfüllte Bläschen, welche entweder die ganze Breite der Querstreifen einnehmen als quere Bläschenreihen, oder vereinzelt auftreten, oder endlich zu mehr oder weniger ausgedehnten, quer zur Borstenachse gestellten Streifen verschmelzen, in denen noch die Grenzen der einzelnen Bläschen bisweilen sichtbar sein können (Fig. 7 *q* und *Qw*, Fig. 8 *q*, *Bl* und *Blk*, Fig. 9 *q*, Taf. XXXIV). In diesen Querreihen sind die Bläschen in den verdickten Enden der Querstreifen viel heller und größer als die in der Mitte (Fig. 7 und 8 *q*, Taf. XXXIV).

Die Verschmelzung der Bläschen erfolgt fast immer nur in den einzelnen Querstreifen; in der Längsrichtung der Borste, d. h. zwischen auf einander folgenden Querstreifen, dagegen nur in seltenen Fällen und dann meist nur in dem weicheeren Basaltheil der Borste, der im Parapodium sitzt (Fig. 9 *Ver*, Fig. 10 *Lr*, Taf. XXXIV).

Aus dem Angegebenen folgt jedenfalls, dass die schwächer brechende oder »hellere« Substanz der Querstreifen weicher und wasserreicher ist, als die stärker brechende, sogen. Grundsubstanz.

Die Verschmelzung der Bläschen zu größeren Lücken und Räumen, welche manchmal unregelmäßige Form haben, erfolgt bei längerem

Trocknen bei 50° oder bei Eintrocknen im Vacuum, besonders in dem Basaltheile (s. auch Fig. 9, Taf. XXXIV).

Am äußersten Ende des Borstenstammes, wo die gewöhnlichen Querstreifen zu immer kleineren Bläschen in der Grundsubstanz werden, verschmelzen dieselben nach ihrer Erfüllung mit Gas in den ausgetrockneten Borsten zu immer dünner werdenden Längsröhrchen (Fig. 10 *Lr*, Fig. 14 *qstr*, Taf. XXXIV).

In dem Basaltheil der Endanhänge, der in der Vertiefung des Borstenstammes eingefügt und am dicksten ist, treten auch Gaserfüllungen als längsverlaufende Bläschenreihen auf.

An getrockneten Borsten kann man zwischen den Querstreifen manchmal recht gut eine feinere Struktur der Grundsubstanz beobachten (Fig. 7 *Bl*, Taf. XXXIV). Diese Struktur besteht auch hier in kleinen Hohlräumen, welche in Querreihen liegen und zwar so, dass ihre Wände mit den Längsstreifen der Grundsubstanz zusammenfallen. In vielen Fällen zeigt die zwischen den hellen Querstreifen gelegene Grundsubstanz eine gut erkennbare Theilung in wabenähnliche Maschen durch die zarten Längslinien (Streifen) (Fig. 7 und auch zum Theil Fig. 15 *Ls*, Taf. XXXIV). Man darf also vermuthen, dass auch die ganze Grundsubstanz eine ähnliche Struktur hat, wie die »hellere« Substanz der Querstreifen. Der Unterschied zwischen diesen beiden Substanzen besteht nur in ihrer verschiedenen Dichte, welche ihrerseits wesentlich darauf beruht, dass die Wabenstruktur der Grundsubstanz viel feiner ist, als die der Querstreifen.

Die Längsstreifung der Grundsubstanz kann man mit den Fibrillen der Regenwurmborsten vergleichen; die Fibrillen sind aber bei den letzteren viel stärker entwickelt.

Wegen der geringeren Härte der *Nereis*-Borsten lassen sich feinere Querschnitte (2—3 μ Dicke) leichter anfertigen als von den Regenwurmborsten. Die Schnitte wurden mit 1%igem wässrigen Gentianaviolett gefärbt und in Wasser untersucht.

Auf diese Weise erhält man beim Schneiden eines Borstenbündels gleichzeitig Schnitte durch die einzelnen Borsten in den verschiedensten Richtungen. Schon bei schwacher Vergrößerung erkennt man sofort, dass die Schnitte nicht an allen Stellen gleichmäßig stark mit Gentianaviolett gefärbt sind (Fig. 12 *gf*, Fig. 13 *un*, Taf. XXXIV).

Im Innern der mehr oder weniger stark gefärbten kreisförmigen Querschnitte sieht man nämlich ein oder zwei oder noch mehr gleichfalls kreisförmige oder unregelmäßig begrenzte Felder von weniger gefärbter, hellerer und anscheinend körniger Substanz, welche mit der hellen

Substanz der Querstreifen identisch ist (Fig. 13 *hq*, *hq'*, Taf. XXXIV). Diese Felder (*hq*, *hq'*) fehlen, wenn der Schnitt die Grundsubstanz zwischen den Querstreifen getroffen hat (Fig. 12, Taf. XXXIV).

Die Grundsubstanz ist in der centralen Partie der Querschnitte stärker gefärbt, als an der Peripherie (Fig. 12 u. 13 *gf*, *un*, Taf. XXXIV).

Schon bei mittlerer Vergrößerung lassen sich manchmal an den Rändern der hellen Felder (Fig. 13 *hq*, *hq'* Taf. XXXIV) deutliche Wabenrümchen erkennen (*W*), die in einigen Fällen dort halbkreisförmig oder als geschlossener Ring angeordnet sind (Fig. 13, Taf. XXXIV). Der übrige Theil der hellen Felder lässt sich bei genauer Betrachtung in einzelne Waben auflösen (Fig. 13 *Ws*, Taf. XXXIV). Hier ist also unzweifelhaft eine schöne und feine Wabenstruktur nachweisbar.

Die stärker gefärbte Grundsubstanz sieht im Allgemeinen homogen aus und eine Struktur ist in ihr nicht immer erkennbar. Bei besonders stark gefärbten Schnitten traten an einigen Stellen Spuren eines Wabennetzes hervor und zwar häufiger in dem stärker gefärbten Theil (*gf*), als an der Peripherie, welche fast stets homogen erscheint (Fig. 12 und 13, Taf. XXXIV *ws*, *w*).

Man kann also sagen, dass die beiden Substanzen der *Nereis*-Borsten eine wabige Struktur haben; sie unterscheiden sich, wie schon erwähnt, wesentlich nur durch ihre verschiedene Dichte.

Wie die Querschnitte zeigen, ist die »helle« Substanz in kreisförmigen oder unregelmäßig rundlichen, auf einander folgenden Platten, die senkrecht zur Borstenachse stehen, angeordnet. Sie erscheinen also, von der Oberfläche der Borsten aus, als mehr oder weniger parallele Querstreifen. Diese sogen. Querstreifen können jedoch auch sehr schwach gebogen sein.

Die Endanhänge der *Nereis*-Borsten¹ zeigen, wie schon bemerkt, im getrockneten Zustand nur wenige Gaserfüllungen als Bläschenreihen.

Dies und ferner die Thatsache, dass die Anhänge denselben Grad von Durchsichtigkeit und dieselbe Längsstreifung (Fig. 14 *Ls*, Taf. XXXIV), wie die Grundsubstanz besitzen, zeigt, dass ihre Substanz mit dieser identisch ist und auch dieselbe Struktur hat. Die schwächer brechende Substanz, als Platten oder »Querstreifen«, fehlt in den Anhängen vollständig.

Die großen Stützborsten oder Aciculae von *Nereis* (untersucht wurden die Aciculae von *Nereis cultrifera* Gr.) zeigen schon auf den

¹ Dasselbe ist übrigens auch bei *Heteronereis*-Borstenanhängen der Fall.

Schnitten so schöne feinwabige Struktur, dass ich auf die anderen Untersuchungsmethoden verzichtet habe. Die Querschnitte durch die Stützborsten färben sich auf dem Objektträger sehr gut mit Bleu de Lyon, weniger gut mit Eosin. In der Regel färbt sich nur die Oberfläche der Borsten und die Wände der Waben; der Inhalt der Waben wird durch die genannten Farbstoffe nicht gefärbt. Die Untersuchung so gefärbter Querschnitte zeigt, dass der ganze Querschnitt wie ein feines Netz mit gleich großen Maschen aussieht (Figg. 17 und 18, Taf. XXXIV). Der Außenrand des Borstenquerschnittes ist fast immer stärker gefärbt und zeigt die Maschen undeutlicher, so dass man keinen Alveolarsaum bemerken kann. Im Inneren des Querschnittes ist das feine Netz am besten sichtbar. Diese Struktur kann man noch auf Schnitten von $10\ \mu$ Dicke sehr gut sehen.

Auf den ungefärbten Längsschnitten erkennt man nur die feine Längsstreifung. Nur bei starker Bleu de Lyon-Färbung und Vergrößerung kann man feinste Querverbindungen zwischen den stärker gefärbten Längslinien wahrnehmen (Fig. 19, Taf. XXXIV). Diese Struktur der Stützborsten von *Nereis* ist mit der Struktur der Borsten von dem Regenwurm zu vergleichen, denn hier wie dort tritt die Längsanordnung der Waben hervor und erscheint als feine Längsstreifung. Ganz dieselbe Struktur findet man auch bei den *Lingula*-Borsten, deren Beschreibung weiter unten folgt.

Die Spitze der Stützborsten ist mehr oder weniger stark pigmentiert; ihr proximales Ende dagegen ist fast immer unpigmentiert; desshalb ist die Struktur in dem distalen Ende der Borste entweder schlecht oder gar nicht sichtbar.

Als Anhang zu den vorstehenden Beobachtungen sei hier Einiges über die Borsten von *Heteronereis* angeführt.

Ihre Struktur unterscheidet sich in nichts von der der ersteren.

Der Unterschied zwischen beiden liegt, abgesehen von der äußeren Form, nur in der Anordnung der schwächer brechenden Substanz (sog. Querstreifen). Sie ist bei *Heteronereis* in parallelen, ziemlich breiten Querscheiben, welche sich in zwei Längsreihen durch die ganze Borste erstrecken, angeordnet, was ein treppenähnliches Aussehen der Borste hervorruft. Diese Scheiben werden gegen das äußere Ende der Borste immer schmaler und gehen schließlich, wie bei *Nereis*, in Bläschenreihen über. Die Endanhänge sind homogen und zeigen feine Längsstreifung. Dass die Struktur der *Heteronereis*-Borsten gleichfalls feinwabig ist, geht aus der Betrachtung der getrockneten

Borsten hervor (Fig. 16, Taf. XXXIV), welche dieselben Erscheinungen zeigen — Auftreten von Gasbläschen, ihre Verschmelzung etc., — wie die *Nereis*-Borsten (vgl. mit Fig. 8, Taf. XXXIV).

2. Struktur der Haare von *Aphrodite aculeata* L.

Die irisirenden Haare von *Aphrodite aculeata* L. sind bei einer geringen Dicke von 20—25 μ sehr lang (bis 3 cm).

Betrachtet man die frischen Haare bei starker Vergrößerung in Wasser, so sieht man, dass sie meist ganz homogen erscheinen und nur in ihrem Innern eine feine Längsstreifung haben (Fig. 1 b, Taf. XXXV), zum Theil aber an ihrer Oberfläche ein Netz mit runden oder unregelmäßig gestalteten Maschen aufzeigen (Fig. 1 a, Taf. XXXV), die bei tiefer Einstellung hell (Fig. 2 a, Taf. XXXV), bei hoher dunkel (Fig. 2 b) erscheinen. Dies zeigt schon, dass die Haare eine Struktur haben. Da die Haare nach der Maceration mit Säuren, Ätzalkalien, Eau de Javelle in feinste Fibrillen zerfallen und selbst eine Längsstreifung haben, kann man zunächst vermuthen, dass sie fibrilläre Gebilde sind.

EISIG's (1887) Untersuchungen über den Bau derselben führten ihn zu der Ansicht, dass sie aus »einer ungeheuren Menge innig verflochtener, verschieden langer, homogener Fäden von rundlichem Querschnitte« bestehen, denn durch Zerklopfen der Borsten erhält man ein Aggregat zahlreicher, kaum 1 μ dicker Fibrillen (EISIG, 1887, p. 332).

Schon bei Untersuchung der frischen Haare in Wasser kann man, wie gesagt, an günstigen Stellen und mit stärksten Vergrößerungen eine Randwabenschicht deutlich erkennen, die mit einem Alveolarsaum große Ähnlichkeit besitzt (Fig. 4 *Alv*, Taf. XXXV).

Auf dem Wärmeschränk bei 50—60° C. getrocknete Haare zeigen eine Menge gaserfüllte Hohlräumchen, welche im Innern der Haare größtentheils zu sehr feinen Röhrechen verschmolzen sind und mehr oder weniger ihre ganze Dicke einnehmen, was an dieselbe Erscheinung bei den Regenwurmborsten erinnert. Schon bei einigen frischen *Aphrodite*-Haaren trat im optischen Längsschnitt an den Rändern jederseits ein gut erkennbarer Streifen hervor, der aus kettenartigen Verdickungen besteht (Fig. 3 *Is*, Fig. 6 *Is*, Fig. 8 *Is*, Taf. XXXV). Diese Streifen sind von dem äußeren Rande durch den schon erwähnten Alveolarsaum getrennt (Fig. 3 *HS*, Taf. XXXV). Die getrockneten Haare zeigen dieselben Streifen kettenartiger Verdickungen,

wie aus stark entwickelten Bläschen bestehend (Fig. 6 und 8 *Is*, Taf. XXXV).

Aus Xylol getrocknete Haare zeigen die Struktur noch besser. Das ganze Innere der Haare ist bis zur äußersten Spitze mit Bläschen, Bläschenkettten, Röhren und anderen Hohlräumen erfüllt (Fig. 6 *Lr*, *Bl*, Fig. 15 *Wk*, *Bk*, Taf. XXXV). Bei denselben kann man auch im Inneren, abgesehen von den gaserfüllten Hohlräumen, eine gut erkennbare Wabenstruktur nachweisen (Fig. 6 *Str*, auch Fig. 15 *Wk*, Taf. XXXV). Bei ihnen tritt auch mehr oder weniger stark ein Alterniren heller und dunkler Querscheiben, welche scharf begrenzt sein können, auf (Fig. 7 *Dq*, *Hq*, Taf. XXXV). Dies wird zuerst im Inneren der Haare bemerkbar und verbreitet sich dann von da aus durch die ganze Dicke der Haare bei weiterem Austrocknen (Fig. 12 *St*, Taf. XXXV).

Nach längerem Trocknen bei 50—60° C. nehmen die Haare eine mehr oder weniger tiefbräunliche Farbe an, was wegen der stärkeren Entwicklung der gaserfüllten Bläschen, Röhren und anderer Gebilde die wahre Struktur unerkennbar macht (wie in Fig. 9 *Lr*, Taf. XXXV) und nur die äußerste Schicht derselben — der Alveolar- saum — durchsichtig bleibt (*Alv*). Im optischen Längsschnitt sieht man hier diese Schicht viel besser, als an frischen Haaren (Fig. 5 *Alv* und Fig. 4, Taf. XXXV). Wegen der mehr oder weniger vollständigen Undurchsichtigkeit der erhitzten Haare kann man diese Schicht nur in optischen Längsschnitten an den Rändern erkennen. Der unmittelbar unter dem Alveolarsaum liegende, schon beschriebene, in optischen Längsschnitten als Kette von hellen Verdickungen sichtbare Streifen tritt besonders nach Eintrocknung aus Xylol im Vacuum noch besser und in etwas anderer Weise hervor. Bei der Untersuchung mancher der so ausgetrockneten Haare in Wasser sieht man außer dem Wabenbau des Inneren der Haare diese Gebilde als Reihen sehr heller, blasenähnlicher Hohlräumen. Das Haar erscheint jetzt wegen seiner starken Entwicklung wie mit einer weißen Hülle bedeckt. Ein längerer Aufenthalt unter der Luftpumpe lässt sie noch schärfer und klarer hervortreten. Dann können sie auch zu mehr oder weniger langen Linien, Röhren oder hellen Bändern mit wellenförmigen Rändern verschmelzen. Die genauere Betrachtung dieser eigenthümlichen Gebilde (Fig. 3, 6 und 8 *Is*, Taf. XXXV) zeigt, dass sie ursprünglich, als einzelne nicht verschmolzene Hohlräumen erscheinen (so z. B. in Fig. 8 *Is*, Taf. XXXV) und wegen ihrer besonders dicken Wände stärker lichtbrechend sind als die anderen Waben der Substanz

der Haare. Im optischen Längsschnitt liegen sie unter dem Alveolarsaum, so, dass sie mit den Waben des letzteren alterniren (Fig. 22 *Alv*, Taf. XXXV). Wahrscheinlich stehen sie mit dem eigenthümlichen Irisiren der Haare in Zusammenhang und sollen deshalb im Folgenden als »irisirende Schicht« bezeichnet werden.

Die Hohlräumchen dieser irisirenden Schicht dürften also im frischen Zustande entweder mit Gas oder mit einer sehr schwach brechenden Substanz erfüllt sein.

Am besten kann man ihre Lage und ihren Bau sowie auch alle Beziehungen zwischen den verschiedenen Theilen der Haare an Querschnitten erkennen. Diese kann man, wegen der Weichheit der Haare, leicht bis 2—3 μ dick bekommen. Sie färben sich am besten mit 1 % wässrigem Gentianaviolett auf dem Objektträger. Besonders gut gefärbte Schnitte (Fig. 21, Taf. XXXV) zeigen alle beschriebenen Theile der Haare, den feinwabigen Bau im Inneren (*Ws*), den Alveolarsaum (*Alv*) an der Peripherie und unmittelbar unter ihm die »irisirende Schicht« (*Is*) aus Waben bestehend, deren Wände außerordentlich stark gefärbt sind.

In vielen Fällen tritt die »irisirende Schicht« an Schnitten als eine Zone von stark gefärbten Körnchen oder Körperchen auf; oder, wenn der Schnitt nicht die Mitte der Waben getroffen hat oder schief durch das ganze Haar gegangen ist, erscheinen die Theile der dicken Wände als mehr oder weniger regelmäßige Linien oder homogene Gebilde (Fig. 22 *Is*, Taf. XXXV). Die genaue Betrachtung zeigt, dass in Wirklichkeit nur die Wände oder die die Bläschen umgebende Grundsubstanz der Haare die Farbe annimmt und man kann immer den Hohlraum der Waben in ihnen finden (Fig 21 *W*, Fig. 22 *W*, Taf. XXXV).

Die Querschnitte zeigen außerdem noch, daß die Färbung in der Mitte der Haare manchmal schwächer ist (Fig. 21 *h*, *st*, Taf. XXXV) als an der Peripherie. Diese schwächer gefärbte Partie ist aber nicht scharf abgegrenzt, sondern von stärker gefärbter durchsetzt und geht in sie ohne scharfe Grenze über. Oft kann man diese Einzelheiten nur bei besonders guter Beleuchtung des Präparates erkennen.

Die Untersuchung der feinen Längsstreifung der Haare zeigt, dass die Waben in Reihen angeordnet und dass ihre Längswände oder »Längskanten« zusammenhängen, wesshalb die Borsten bei der Maceration in feine Fibrillen zerfallen. Die macerirten Borsten wurden wenig untersucht. Die mit 10 %iger Salzsäure ca. 16 Stunden in der Kälte behandelten Haare zeigen sehr schön den Alveolarsaum auf der ganzen

Oberfläche, als feines Netz mit gut erkennbaren Waben (Fig. 19, Taf. XXXV). Der Zerfall der Haare in feine Fibrillen findet jedoch hier viel weniger leicht statt als bei den Regenwurmborsten, welche viel härter sind und viel stärkere Fibrillen ergeben, als die feinen und weichen irisirenden Haare der *Aphrodite*.

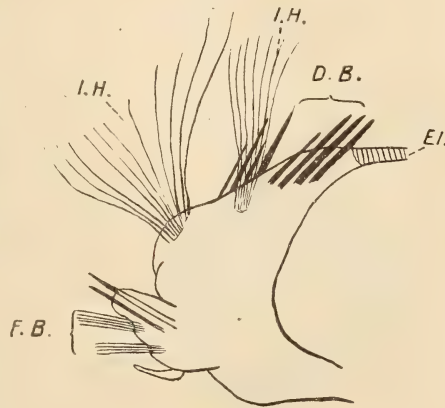
3. Struktur der Borsten von *Aphrodite aculeata* L.

Die eigentlichen Borsten von *Aphrodite aculeata* L. sind im Allgemeinen dunkel, hart und sehr dick im Vergleich mit den Haaren.

Ihre Lage an dem Körper und ihre Beziehungen zu den irisirenden Haaren sind in Textfig. 8 schematisch dargestellt.

Man kann zwei Borstenformen unterscheiden, die einen (dicke Borsten, *DB*) sind kurz und treten aus dem Körper als dicke Stäbe hervor mit glatter Oberfläche. Sie sind von dunklergrauer oder schwarzer Farbe und im distalen Theil wegen starker Entwicklung der schwarzen Färbung ganz undurchsichtig.

Die anderen Borsten (*FB*) sind weniger dick mit gleichmäßig dickem Schaft und scharf fadenförmig zugespitzt. Sie sehen wie goldbraune, dunkle, schwach gekrümmte



Textfig. 8.

Schema eines Parapodium von *Aphrodite aculeata* L.
IH, irisirende Haare; *DB*, dicke Borsten; *FB*, feine Borsten; *El*, Elytren.

und längsgestreifte Gebilde aus. Man kann sie als feine Borsten bezeichnen. Ihre Länge überschreitet nicht 1 cm bei einer Dicke von 60—90 μ . Der Theil der feinen Borsten, welcher aus dem Körper herausragt, ist fast völlig undurchsichtig. Nur der Theil erscheint zur Untersuchung des Baues brauchbar, welcher im Körper sitzt und in dem die schwarze Farbe nicht die ganze Dicke einnimmt. Die Borste ist hier auch an einigen Stellen ganz durchsichtig. Alle feinen Borsten haben besonders in diesem, auch weicheren Theil stark entwickelten fibrillären Bau. Druck oder Abplattung lässt sie in einzelne Fibrillen zerfallen.

Nach der Austrocknung auf dem Objektträger bei 50° tritt in der ganzen Borstensubstanz eine Menge von feinen dunkleren Längs-

und Querstreifen auf, welche entweder ganz regelmäßig einander kreuzen, so dass sie eine Art Netzwerk bilden (Fig. 16, Taf. XXXV), oder sich theilweise, besonders in der Querrichtung, zu manchmal sehr dunklen Querbändern vereinigen (Fig. 15 *dQ*, Taf. XXXV). Dieselbe Erscheinung, aber in viel geringerer Entwicklung, wurde schon bei den Regenwurmborsten beobachtet. Auch hier liegt ihr Grund in der starken Gaserfüllung einiger Theile der Borstensubstanz.

Wenn die Gaserfüllung nicht stark ist, so kann man ein gleichmäßiges Alterniren von breiten, hellen und dunkeln Schichten mit mehr oder weniger gut erkennbaren gaserfüllten Hohlräumchen, welche besser in den hellen Schichten als in den dunklen sichtbar sind, bemerken. Dasselbe Bild mit allen Übergangsstadien tritt an Borsten auf, welche aus Xylol im Vacuum ca. 10 Minuten getrocknet und dann in geschmolzenen Kanadabalsam eingebettet wurden (Fig. 13 Taf. XXXV). Das auf dieser Figur gaserfüllte Röhrchen (*Lr*) zerfällt an beiden Enden in einzelne Hohlräumchen (*Bl*). Die Bildung der Röhrchen findet sich besonders im Innern der Borste, wo dieselben sehr lang werden können. Die Mitte der ganzen Borste ist mit verschiedenen längeren oder kürzeren, aber immer feinen Linien erfüllt, welche hell bei hoher, und dunkel bei tiefer Einstellung sind. Diese Borstenpartie ist kaum mehr durchsichtig; ihre Substanz sieht schon dunkelbraun aus. Wenn man alle verschiedenen breiten, dunklen und hellen Quer- und Längsstreifen genau betrachtet, so kann man bemerken, dass in ihnen allen noch feinere, regelmäßige Quer- und Längslinien sind (Fig. 16 *Ll*, *Ql*, Taf. XXXV), welche im optischen Längsschnitt der Borste wie ein reguläres feines Netz der stärker brechenden Substanz in der schwächer brechenden erscheinen. Die Breite der dunkleren Linien, welche übrigens in der Längs- und Querrichtung gleich dick sind, ist gleich der der helleren Linien.

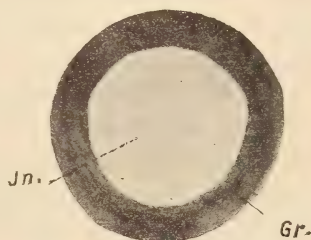
In einigen Borsten sieht man deutlich gaserfüllte Hohlräumchen so in den Maschen des Netzes liegen, dass die dunkleren Längs- und Querlinien als ihre Wände angesehen werden müssen (Fig. 16 *Wr*, Taf. XXXV), z. B. bei einer Borste, welche einige Minuten in Kanadabalsam im Reagensglas gekocht war, wo man die regelmäßige Anordnung der Hohlräumchen in der Längs- und Querrichtung sehen kann.

Die feinere Wabenstruktur konnte besonders gut an Fragmenten von aus Xylol unter der Luftpumpe getrockneten, und dann durch Pressen abgeplatteten Borsten, welche in geschmolzenem Kanadabalsam eingebettet sind, erkannt werden. Die Waben sind hier (Fig. 11,

Taf. XXXV) in Längsreihen angeordnet. Ihre Wände in der Quer- richtung der Borste sind dicker als in der Längsrichtung. Dasselbe kann man, aber nicht so gut entwickelt, auch an frischen, abgeplat- teten Borsten von *Aphrodite*, wie Fig. 10, Taf. XXXV zeigt, sehen. Hier sind alle Modifikationen der Hohlräumchen sichtbar.

Die dicken, schwarzen Borsten von *Aphrodite* sind nicht weniger als 1 cm lang und 300 μ dick. Ihr äußerer, aus dem Körper heraus- ragender Theil ist vollkommen schwarz und undurchsichtig, der in dem Körper sitzende ist zwar manchmal dunkel, aber für Struktur- untersuchungen brauchbar. Hier kann man auch durchsichtige Stellen finden. Dieselben zeigen schon im frischen Zustande mehr oder weniger stark entwickelte Kreuzung dunkler Linien oder Streifen in der Quer- und Längsrichtung wie bei den feineren Borsten (Fig. 16, Taf. XXXV).

Man kann unschwer Querschnitte von 7—10 μ Dicke durch diese Theile der dicken Borsten erhalten. Dieselben färbten sich gleichfalls am besten mit Gentianaviolett. Dabei zeigt sich zunächst, dass die Borsten- substanz nicht überall gleich ist. Wie Textfig. 9 zeigt, wird das Innere der Borste viel weniger gefärbt, als die ober- flächliche Partie. Beim Schneiden fällt dieser »Gürtel« leicht von dem inneren Theil ab. Wegen seiner stärkeren Fär- bung und seiner größeren Dicke zeigt der dunkle Gürtel keine Struktur (*Gr* in Textfig. 9 und in Fig. 20, Taf. XXXV) oder erscheint höchstens körnig. In nicht mehr als 5 μ dicken Schnitten kann man



Textfig. 9.

Schema eines mit Gentianaviolett gefärbten Schnittes einer »dicken« *Aphrodite*- Borste. *Gr.*, stärker gefärbte Peripherie; *Jn.*, schwächer gefärbtes Innere der Borste.

in der Innensubstanz Partien finden, welche neben verschiedenen Deformationen, die wegen der Härte der Substanz entstehen, gut er- kennbare Wabenstruktur zeigen (Fig. 20, Taf. XXXV, *Str*). Um die Struktur der peripherischen Zone der Borste (Textfig. 9 *Gr*), die den dunkleren Gürtel in den Schnitten bildet, zu ermitteln, wurden die Borsten macerirt. Wenn die dicken Borsten mit ca. 35%iger Salz- säure 2 Tage bei gewöhnlicher Temperatur behandelt werden, so schrumpft die ganze Borste, wie Fig. 17, Taf. XXXV zeigt, zu einem mehr oder weniger stark gebogenen Stäbchen, von welchem die peri- phere Zone, die mit dem stark gefärbten Gürtel der Querschnitte identisch ist, mehr oder weniger vollständig abfällt (Fig. 17 *Per*,

Taf. XXXV), in Form eigenthümlicher feiner Platten und unregelmäßiger Fragmente. Wenn derartige Borsten mit Gentianaviolett (ca. 4—5 Stunden) gefärbt wurden, so färbt sich jetzt diese abgefallene »Hülle« weniger als die Innensubstanz und zeigt bei starken Vergrößerungen sehr schöne in Längsreihen angeordnete Wabenstruktur, wie in Fig. 18, Taf. XXXV, *Lr* zu sehen ist.

Eau de Javelle wirkt auf *Aphrodite*-Borsten eben so wie auf Regenwurmborsten, wenn nicht noch stärker. Die mit starkem Eau de Javelle in der Kälte behandelten *Aphrodite*-Borsten zerfallen schon nach 18—20 Stunden vollständig in einzelne farblose Stückchen. Diese Fragmente lösen sich vollständig in ein Paar Tropfen schwacher Salzsäure. Verdünntes Eau de Javelle wirkt nach $\frac{1}{2}$ oder $\frac{3}{4}$ Stunde bei gewöhnlicher Temperatur (schneller bei 50°) schon nach $\frac{1}{4}$ Stunde, wie auf die Regenwurmborsten. Es bewirkt den Zerfall der Borste in Längsfibrillen, welche nach Zerklopfen unter dem Deckglas in Wasser in eben solche Fragmente zerfallen, wie sie im ersten Theil bei der Maceration der Regenwurmborsten beschrieben wurden (vgl. Fig. 14, Taf. XXXV mit Fig. 3, Taf. XXXIV). Sie färbten sich auch mit Bismarckbraun, Eisenhämatoxylin, Gentianaviolett.

Sie treten nach dem Zerklopfen als Fragmente des Wabengerüstes auf, d. h. als feine Fibrillen mit Knotenpunkten und Resten der von ihnen abgehenden Querwände des Wabenwerkes oder als isolirte Platten, welche aus mehreren mit einander durch Querverbindungen zusammenhängenden Fibrillen bestehen (Fig. 14, Taf. XXXV).

Die Deutung dieser Erscheinungen ist dieselbe wie bei den Regenwurmborsten, d. h. die besondere Anordnung der Waben in Längsreihen.

Zwischen den beiden Borstenformen von *Aphrodite* kann man keine scharfe Grenze ziehen. Sie unterscheiden sich von einander nur durch verschiedene Dicke und verschieden starke Entwicklung der beim Maceriren auftretenden Fibrillen. Der wabige Bau ist bei beiden Formen nahezu identisch.

4. Struktur der Borsten von *Spirographis Spallanzanii* Viv.

Die Borsten von *Spirographis Spallanzanii* Viv. sind gerade Stäbchen, welche an ihrem distalen Ende abgeplattet sind und mit einem messerartigen Fortsatz enden, der in eine feine gebogene Spitze übergeht. Sie sitzen tief in den Parapodien, dicht bei einander in Büscheln. Schon unter der Lupe sieht man, dass der gerade Theil

der Borsten dunkler ist als der platte Anhang. Bei mikroskopischer Betrachtung unterscheidet man in der Borstensubstanz zwei Partien. Die dunklere innere Partie besteht aus einer Menge gaserfüllter Längsröhrchen, welche die ganze Dicke der Borste erfüllen. Nur an den beiden Borstenenden sind diese Längsröhrchen durch homogene Substanz mehr von einander getrennt und darum leicht erkennbar. Ein Alterniren heller und dunkler Querstreifen ist bei frischen Borsten nicht wahrzunehmen. Diese axiale Partie wird von dem äußeren, ganz homogenen Theil, wie von einer Hülle, bedeckt (Fig. 24, Taf. XXXV, *Hr* und *Ger*). Diese letztere bildet auch die distale Platte und das innerste, proximale Ende der Borste. Die Gaserfüllungen und die Längsröhrchen sind in diesen homogenen Theil eingeschlossen. Sie bewirken, dass die Borsten ein fibrilläres Aussehen haben, so dass die früheren Forscher, wie CLAPARÈDE (1873), sie, eben so wie die Borsten aller anderen Anneliden, als typisch fibrilläre Gebilde bezeichneten.

Zur Untersuchung wurden nur wenige Methoden benutzt. Schon mit wenigen Präparaten kann man beweisen, dass auch in diesem Fall, wie bei allen untersuchten Borsten, der fibrilläre Bau nur ein scheinbarer ist und auch sie eine feinwabige Struktur haben.

Schwach auf dem Objektträger über der Flamme erhitze Borsten zeigen bei starken Vergrößerungen im axialen Theile zwischen vielen, ganz parallelen, gut abgegrenzten Längslinien, Längsröhrchen und andere Gaserfüllungen (Fig. 24, Taf. XXXV, *Ger*) gut erkennbare Querwände oder Reste von solchen, obwohl nicht überall (Fig. 24, Taf. XXXV, *q*).

In dem distalen Theil der Borste, in welchem die Längsröhrchen enden oder von einander getrennt sind, erscheint das gewöhnliche Bild der feinen Bläschenreihen. Das Endstück, welches aus homogener Substanz besteht, zeigt, nach der Austrocknung aus Xylol im Vacuum, feine Längsstreifen, welche die gerade Fortsetzung der Grenzen der Längsröhrchen des inneren Theils sind (Fig. 23, Taf. XXXV, *Lr*). Bei Untersuchung der über dem Bunsenbrenner erhitzten Borsten sieht man hier, zwischen den Längsstreifen, die vorher unsichtbaren Hohlräumchen als deutliche Gaserfüllungen, welche als Bläschenketten und kleine Längsröhrchen erscheinen (Fig. 23, Taf. XXXV, *Lr*, *Bk*).

Um diese Gebilde in der homogenen Schicht des Mittelstücks der Borste, wo sich nach Erhitzung nur Längsstreifen zeigen, zu erkennen, genügt einfache Abplattung der Borsten. Danach sieht man eine unzweifelhafte Wabenstruktur als gaserfüllte Hohlräumchen,

welche entweder isolirt oder in Reihen angeordnet sind (Fig. 25, Taf. XXXV, *Hl*).

In der Substanz der Borsten von *Spirographis Spallanzanii* Viv. kann man also zwei Partien unterscheiden — eine sehr dichte, welche die äußere Hülle und den Fortsatz bildet und die wegen ihrer Dichte fast immer homogen aussieht und eine innere, welche wegen ihrer geringeren Dichte und der Längsanordnung der Waben, immer von Längskanälen durchzogen ist.

III. Untersuchungen über die Struktur der Borsten von *Lingula anatina* Brug.

Untersucht wurden die langen und feinen Borsten von *Lingula anatina* Brug., welche längs des Mantelrandes in einer dichtgedrängten Reihe tief in den Mantel eingesenkt stehen. Der in dem Follikel eingeschlossene Theil (sog. innerer Theil), welcher mehr als die Hälfte der Borstenlänge beträgt, ist fast überall gleich dick; der Theil, welcher aus dem Follikel hervorragt (sog. äußerer Theil) verdünnt sich mehr und mehr, so dass das äußerste Ende in eine feine Spitze ausläuft. Die Länge der Borsten ist verschieden, denn an den beiden vorderen Umbiegungsstellen der Mantelränder und eben so hinten am Ursprung des Mantels und theilweise vorn in der Mitte sind sie am längsten und erreichen ca. 1 cm. Die Dicke des inneren Theils erreicht bei den meisten Borsten 50–60 μ ; dieselbe fällt in dem äußeren Theile schnell auf 15–18 μ .

Äußerlich zeigen die Borsten eine gut entwickelte Gliederung oder Ringelung (Fig. 26, Taf. XXXV, *Sg* und Textfig. 10). Die »Glieder« oder Ringe am inneren Theil der Borsten sind länger (bis 60 μ), gegen die Borstenspitze zu werden sie immer kürzer, so dass sie sich schließlich auf 12–15 μ verkürzen.

Die Absetzung der Gliederung ist am äußeren Theile der Borste besonders deutlich; am inneren Theile ist sie viel undeutlicher und es finden sich einzelne Borsten, welche an einem großen Theil ihres inneren Abschnittes keine Gliederung zeigen (s. Textfig. 10).

An der Basis der Borste befindet sich, wie bei jungen Regenwurmborsten, eine schmale Zone, wo eine Längsstreifung (s. weiter unten) deutlich hervortritt.

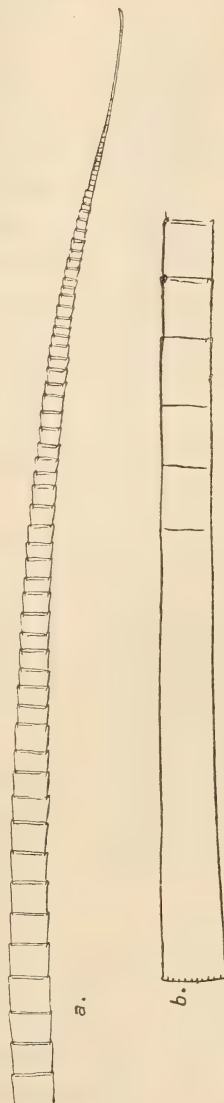
Die Borsten sind sehr brüchig, so dass man ganz unversehrte Exemplare, ohne abgebrochene Spitze, nicht oft sieht. Man kann aber große Stücke der Borsten sehr leicht durch einfaches Auszupfen aus den Mantelrändern mit der Pincette oder mit Nadeln isoliren.

Manchmal bemerkt man schon unter der Lupe eine feine Längsstreifung, besonders im Inneren der Borsten (längs der Borstenachse), welche durch die ganze Borstenlänge von der Basis bis zur Spitze geht. Die Streifung gleicht der der *Spirographis*-Borsten (Figg. 26 und 27 *Ls*, Taf. XXXV).

Die Borsten von *Lingula* irisiren deutlich, aber sehr schwach.

Die Untersuchung der frischen Borsten in Wasser zeigt schon, dass die Gliederung nicht durch die ganze Dicke der Borste geht, sondern durch Entwicklung besonderer kragenähnlicher Falten der äußeren Oberfläche gebildet wird, welche um den ganzen Borstenumfang herumreichen (Fig. 27, Taf. XXXV, *Kr*). Da das äußere Medium sich zwischen den Kragen und den eigentlichen Borstenkörper einschiebt, so sieht man auf der Grenze der Glieder mehr oder weniger breite, je nach Einstellung, dunkle oder helle Querbänder (Figg. 26 und 27, Taf. XXXV, *Kr*). Obwohl die genauere Untersuchung zeigt, dass die innere Borstensubstanz in der Zone der Kragen einige Eigenthümlichkeiten zeigt, so muss doch die ganze Gliederung der Borsten und Bildung der Kragen, als eine oberflächliche Erscheinung betrachtet werden.

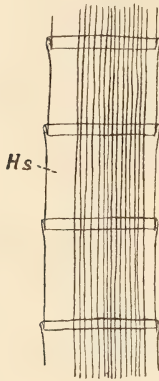
Die Längsstreifung ist sehr gut entwickelt und erscheint schon bei schwachen Vergrößerungen als deutlich abgegrenzte parallele Linien, welche nicht nur oberflächlich sind, sondern durch die ganze Borstensubstanz verfolgt werden können. Diese Linien stehen am axialen Theile der Borste weiter von einander (bis $0,5 \mu$), als an ihrer Oberfläche. Nach der Oberfläche zu rücken sie immer dichter zusammen (s. den optischen Längsschnitt, Fig. 27, Taf. XXXV, *Ls*). Im



Textfig. 10.

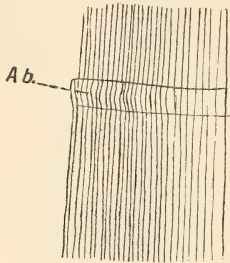
Unrisse der beiden Enden einer Borste von *Lingula anatina* Brug. a, Endstück; b, Basalthheil des follikulären Abschnittes. Zeichenapparat. Vergr. 107.

optischen Längsschnitt der Borsten rücken sie entweder bis zu den Borstenrändern so, dass dort nur eine dünne ungestreifte Schicht bleibt (Fig. 27, Taf. XXXV), welche man als »Hülle« (welche die Kragen erzeugt) bezeichnen kann; oder es bleibt zwischen der längsgestreiften



Textfig. 11.

Eine Borste von *Lingula*, bei welcher sich die Längsstreifung im optischen Längsschnitt nicht bis zu den Borstenrändern erstreckt u. eine homogene äußere Schicht (Hs) bleibt. Vergr. 610.



Textfig. 12.

Optischer Längsschnitt des Randes einer Borste von *Lingula*, wo die Längsstreifung in der Zone eines Kragens etwas ausgebuchtet ist (Ab).

Substanz und den Borstenrändern eine mehr oder weniger breite Schicht nichtstreifiger Substanz (Textfig. 11). In diesem Falle ist keine besondere äußere »Hülle« zu erkennen. Die Gliederung der Borsten hat im Allgemeinen keinen Einfluss auf diese Längsstreifung. Nur zuweilen kann man an der Oberfläche unter dem Kragen eine kleine Abweichung der Längsstreifen aus ihrer Richtung bemerken, indem sie schwach ausgebogen sind; aber diese Erscheinung ist selten (Textfig. 12). Da, wo die Gliederung schwach ist oder ganz fehlt, zeigt die Längsstreifung keine Spur von solchen Ausbuchtungen.

Dass die Kohäsion der Borstensubstanz an den Grenzen der Glieder etwas geringer ist, als in den Gliedern selbst, erkannte zuerst BLOCHMANN (1900, p. 100); denn die Borsten sind dort sehr brüchig und die Bruchfläche, welche im Allgemeinen ziemlich glatt ist, fällt immer mit den Grenzen der Glieder zusammen.

Die Borsten färben sich sehr stark mit wässrigem Gentianaviolett bei 50—60° C. (schwächer in der Kälte), ferner gut mit Eisenhämatoxylin oder Bismarckbraun, schwach dagegen mit Methylenblau oder Boraxkarmin. Bei starken Vergrößerungen bemerkt man, daß die Längsstreifen besonders stark gefärbt sind, die zwischen ihnen liegende Substanz dagegen viel schwächer. Bei stark gefärbten Borsten, besonders den mit Eisenhämatoxylin oder Gen-

tianaviolett tingierten, sieht man, daß die Färbung nicht gleichmäßig in der ganzen Borstensubstanz vertheilt ist. Vielmehr färbt sich die Borstensubstanz in den Kragenzonen weniger stark als die der Glieder selbst. Insbesondere gilt dies für die periphere Substanz der Kragenzonen.

Die ganze, gutgefärbte Borste erscheint also etwa wie ein Komplex von feinen Röhrenchen, deren Wände die Längsstreifen bilden. Im Folgenden sollen je zwei benachbarte Längsstreifen mit der zwischen ihnen liegenden weniger oder nicht gefärbten Substanz als »Längsröhrenchen« und die Längsstreifen selbst als »Längslinien« bezeichnet werden.

Die Verschiedenheiten in der Dichtigkeit der Borstensubstanz, welche durch die Entwicklung der schwächer brechenden Längsröhrenchen und durch die abweichende Struktur auf den Grenzen der Glieder (Kragenzonen) hervorgerufen werden, kann man als bedingende Ursache des schwachen Irisirens der Borsten betrachten.

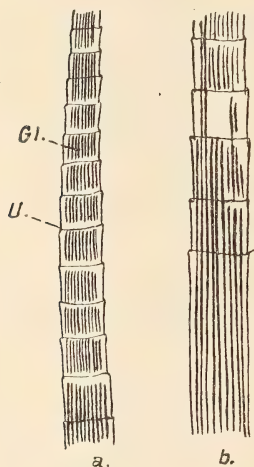
Obwohl die Verschiedenheit der Borstensubstanz in den Gliedern und auf deren Grenzen mit dem Alterniren der hellen und dunklen Querstreifen der Regenwurm- oder *Aphrodite*-Borsten eine gewisse Analogie besitzt, so ergibt die Untersuchung der frischen Borsten doch keine andere Struktur, als dass sie aus einer Grundsubstanz bestehen, die von feinsten Längsröhrenchen durchzogen wird, welche Ansicht schon BLOCHMANN (1900, p. 100)¹ zuerst über die Bedeutung der Längsstreifung aufgestellt hat.

Die Borste, welche aus Xylol bei 40—50° C. getrocknet und dann in geschmolzenen Kanadabalsam eingebettet werden, zeigen sehr starke Gaserfüllungen. Die ganze Borste ist in ihrer gesammten Dicke von der Basis bis zur äußersten Spitze mit Gas erfüllt. Nur in einigen Fällen bleiben Theile (besonders an der Oberfläche) frei von Gaserfüllungen. Das allgemeine Bild, welches solche gaserfüllte Borsten bieten, unterscheidet sich in nichts von dem der eben so behandelten *Aphrodite*- oder Regenwurmborsten (vgl. Fig. 17, Taf. XXXIII und Figg. 6 und 9, Taf. XXXV mit Fig. 30, Taf. XXXV). In beiden Fällen ist die ganze Borste erfüllt von feinen gaserfüllten Röhrenchen, welche häufig in Bläschenkettten zerfallen sind, neben

¹ BLOCHMANN bemerkt ferner, »wenn man die Borsten aus Alkohol absol. im Wärmeschrank austrocknen lässt, so sieht man sie auf großen Strecken hin von mehr oder weniger zahlreichen Luftfäden durchzogen. Dass die Luft dabei nicht etwa in zwischen Fibrillen entstehende Spalträume eingedrungen ist, ergibt sich daraus, dass die mit Luft erfüllten, im durchfallenden Lichte schwarz erscheinenden Räume nie irgendwelche Unregelmäßigkeiten zeigen, sondern stets scharf begrenzt, fadenartig sind, wie die in einer Kapillarröhre eingeschlossene Luft« (p. 100). Nach seiner Ansicht wird die Borste »von einer zarten Hülle umgeben, die sich von dem centralen Theile leicht abgrenzen lässt, weil sie sich mit Hämatoxylin dunkel färbt, während der letztere stets ganz farblos bleibt« (p. 99—100).

welchen auch isolierte gaserfüllte Bläschen sichtbar sind. Auch hier sind alle Übergangsstadien von einzelnen gaserfüllten Bläschen zu gut abgegrenzten Röhrchen vorhanden, in welchen häufig auch noch einzelne Querwände vorhanden sind (Fig. 30, Taf. XXXV, *Bk* oder *Lr*). Die Gaserfüllungen treten nur in den Zwischenräumen zwischen den Längslinien auf, welche letztere mit ihren Grenzen zusammenfallen. An den Grenzen der Glieder sind die gaserfüllten Röhrchen sehr oft unterbrochen, so dass bei schwachen Vergrößerungen ein deutliches Alterniren der gaserfüllten Glieder mit den nicht gaserfüllten Kragenzonen, hervortritt. Erstere (Textfig. 13 *a*, *Gl*) erscheinen als breite

dunkle Bänder, letztere (*U*), als feine, dichte Querlinien. Diese Unterbrechung der gaserfüllten Röhrchen aber tritt nicht an jedem Kragen hervor. Im äußeren Theil der Borste, besonders aber im follikulären Abschnitt fehlt diese Erscheinung häufig (Textfig. 13 *b*).



Textfig. 13.

Schemata der aus Xylol getrockneten Borsten von *Lingula*. Die Gaserfüllungen (*Gl*) sind in der Zone der Kragenzonen unterbrochen (*U*). *a*, äußerer Theil; *b*, innerer, follikulärer Theil der Borste. Optischer Längsschnitt.

Man kann Querschnitte durch die Borsten von *Lingula* leicht in der Dicke von 3–4 μ erhalten. Sie färben sich besonders gut mit Gentianaviolett und zeigen ein sehr eigenenthümliches Bild. Dass die Längslinien, welche durch die ganze Borste hindurchziehen, in Wirklichkeit die optischen Längsschnitte der Wände von »Längsröhrchen« sind, lassen die Querschnitte klar erkennen. Die Wände der »Röhrchen« erscheinen im Querschnitte als ein Netz mit ziemlich großen mehr oder weniger regelmäßig angeordneten Maschen (Fig. 31, Taf. XXXV). Diese haben meist hexagonale Form. Wie schon erwähnt, färben sich die Längslinien besonders intensiv,

die zwischen ihnen liegende Substanz schwächer oder gar nicht. Auch auf den Querschnitten sind die Gerüstwände sehr stark gefärbt, das Innere der Maschen dagegen sehr wenig oder auch gar nicht.

Die Untersuchung der Querschnitte lässt jedoch nicht erkennen, ob die Maschen des Gerüsts nur Querschnitte zusammenhängender »Röhrchen« sind, oder ob letztere sich selbst wieder aus Längsreihen von Räumchen oder Waben aufbauen.

Gut gefärbte, feine Längsschnitte (ca. 3 μ) zeigen bei stärkster

Vergrößerung nur selten einige Stellen, wo die stark gefärbten Längslinien durch sehr feine Querlinien verbunden sind. Diese Querlinien treten stets nur sehr schwach, aber bemerkbar hervor (Fig. 29, Taf. XXXV, Q). Aus dieser Beobachtung lässt sich also, in Verbindung mit den Ergebnissen der Austrocknung, schließen, dass die »Längsröhrchen« selbst aus Reihen kleiner Räumchen oder Waben bestehen, deren Querwände sehr dünn sind.

Wenn ein ungefärbter Querschnitt aus Xylol unter der Luftpumpe oder bei 40—50° C. austrocknet, so tritt in den Maschen des Gerüstes Gas auf und desswegen treten dann viele Gaserfüllungen hervor. Solche Objekte kann man dann entweder in Luft oder nach Einbettung in geschmolzenen Kanadabalsam untersuchen. Die Erfüllungen treten nur zwischen dem Netzwerk, d. h. in den Lumina der »Röhrchen« selbst, auf. In den ausgetrockneten Längsschnitten machen die Gaserfüllungen die Grenzen der Alveolen in der Richtung der »Längsröhrchen« kenntlich (sie erscheinen als Reihen der feinen Bläschen oder auch als vereinzelte), was die Untersuchungen der gefärbten Längsschnitte vervollständigt. Die erhaltenen Bilder unterscheiden sich in nichts von der Fig. 30, Taf. XXXV.

Nach Analogie mit den untersuchten Annelidenborsten kann man vermuthen, dass in der Längsrichtung der Borsten die feineren Querwände wegen ihrer Zartheit, häufig mehr oder weniger zerreißen, so dass die Bilder von gaserfüllten Röhrchen entstehen. Der Hauptunterschied liegt in der besonderen Feinheit dieser Querwände der *Lingula*-Borsten, welche man darum nur selten erkennen kann. Die Längslinien selbst sind viel dicker und haben wahrscheinlich wegen ihres manchmal beobachteten Zerfalles in feinste Fibrillen, eine noch feinere Struktur.

Die *Lingula*-Borsten zerfallen bei der Maceration im Allgemeinen sehr leicht in fibrilläre Gebilde, Fibrillen oder ihre Komplexe, denn wie aus vorstehenden Untersuchungen folgt, sind die Längslinien viel widerstandsfähiger gegen verschiedene Reagentien, als die zwischen ihnen liegende Substanz (im Besondern die so äußerst dünnen Querwände).

Schon Pressung der Borsten zwischen zwei Objektträgern bewirkt, dass die Borste zu einer platten Masse wird, welche bei Aufhören des Drucks in längsgestreckte Fragmente zerfällt. Einwirkung von Säuren (schwache, 10%ige oder 37%ige Salzsäure, 89%ige Schwefelsäure, 63%ige Salpetersäure) oder 35%ige Kalilauge auf die Borstensubstanz bewirkt gleichfalls Zerfall in solche Fragmente, besonders,

wenn man schwach auf das Deckglas klopft, unter welchem die Borsten in der Säure oder Kalilauge liegen. Die genannten Reagentien bewirken auch Einrollung der feinen Enden der Borsten (schon nach einigen Minuten).

89%ige Schwefelsäure wirkt zuerst auf die Oberfläche der Borste, welche sehr stark quillt. Nach $\frac{1}{4}$ Stunde Einwirkung in der Kälte kann man diese äußere Zone von der inneren Partie durch schwaches Klopfen gänzlich abtrennen. In der letzteren bleiben die Längsstreifung, sowie die Grenzen der Glieder noch sehr lange erhalten. Die äußere Form der Borste, abgesehen von der Einrollung der Spitze, ändert sich auch nach $\frac{1}{2}$ stündiger Einwirkung der Schwefelsäure nicht. Schwaches Klopfen auf das Deckglas, unter welchem die Borste in Schwefelsäure liegt, ruft sehr leicht Zerfall der Borste in einzelne Fragmente hervor, in welchen die Längslinien gleichfalls noch sehr lange erhalten bleiben; längeres Klopfen bewirkt Zerfall dieser Fragmente in fein pulverigen Brei.

37%ige Salzsäure löst die Substanz der Borsten schneller als Schwefelsäure und, wie es bei fast allen Borsten der Anneliden der Fall ist, fängt diese Lösung an der Basis (Wurzel) an, die auch bei *Lingula* weniger widerstandsfähig gegen Reagentien ist, als die Mitte oder Spitze der Borste. Durch Klopfen auf das Deckglas kann man Zerfall in einzelne Theile hervorrufen. Leichter Druck auf das Deckglas kann die Borste in Längsfragmente oder Fibrillen zerfallen lassen, welche oft, als Röhrchen, paarweise verbunden bleiben.

Eau de Javelle ist ebenso, wie für Annelidenborsten, auch für *Lingula* die beste Macerationsflüssigkeit. Nach $\frac{1}{4}$ stündiger Einwirkung von Eau de Javelle werden die Borsten blass, doch verändert sich ihre Form nicht. Schon nach kurzem Klopfen der mit Eau de Javelle behandelten Borste zerfällt sie so, dass alle Röhrchen sich von einander trennen und wie »Fibrillen« erscheinen. Diese »Fibrillen«, welche in ihrem Zusammenhang die Röhrchen, aus welcher die Borste besteht, aufbauen, müssen unter einander verbunden sein (durch besondere Ästchen oder Querbänder). Doch die Ränder der isolirten Fibrillen oder Röhrchen erscheinen meistens bei der ersten Ansicht ganz glatt, denn die Verbindungen zwischen den Längslinien sind die so schwer sichtbaren und äußerst feinen Querwände und können sich nicht erhalten.

Die zerklopfen Borsten kann man auch unter Luftpumpe aus Xylol austrocknen und dann in Luft oder in geschmolzenem Kanadabalsam untersuchen. Die aus Xylol im Vacuum ausgetrockneten

Fibrillen zeigen da, wo die »Röhrchen« nicht ganz von einander getrennt sind, einige Gaserfüllungen, welche zu vermuthen erlauben, dass hier die Hohlräumchen, welche durch Längslinien und feine Querwände gebildet sind, nicht zerstört, sondern noch erhalten sind. An einigen Stellen solcher ausgetrockneten Fibrillen zeigen die Ränder derselben, nach längerer Färbung mit Gentianaviolett oder Eisen-hämatoxylin, feine faserige Fädchen (Fig. 28, Taf XXXV, F).

Aus den vorstehenden Untersuchungen lässt sich zusammenfassend etwa Folgendes entnehmen. Die Borsten von *Lingula anatina* Brug. haben eine Struktur, welche im Allgemeinen mit der der Regenwurm- oder *Aphrodite*-Borsten identisch ist. Hier wie dort haben wir das gewöhnliche Bild der Gaserfüllungen bei Austrocknung und den Zerfall in Fibrillen bei Maceration. Die feinere Struktur der Borsten von *Lingula* weicht von dem der Annelidenborsten in der Bildung von besonders gut sichtbaren Längsstreifen und besonders starker Färbbarkeit der Substanz, welche die Wabenwände bildet, ab. Dazu kommt noch die Entwicklung von Kragen und abweichende Dichtigkeit der Borstensubstanz in den Zonen dieser Kragen. Die Struktur selbst zeigt im Allgemeinen die Eigenthümlichkeiten, welche bei alveolarwabigem Bau auftreten, wobei die Alveolen nicht gleichmäßig in allen Richtungen angeordnet, sondern (wie bei Annelidenborsten) etwas in die Länge (wegen des Borstenwachstums) gestreckt sind mit allen daraus folgenden Eigenthümlichkeiten des Baues ihrer Wände.

IV. Zur Histologie der Borstentaschen der Regenwürmer.

Wie bekannt sind in jedem Segment unserer Regenwürmer acht Borsten vorhanden und zwar paarweise in vier Gruppen, so dass sie sich in paarigen ventralen und dorsalen Längsreihen über den ganzen Körper erstrecken.

Untersucht wurden die Borstentaschen bei *Lumbricus terrestris* L., Müll., *Lumbricus rubellus* Hoffm. und *Eisenia foetida* (sog. *Lumbricus foetidus* Dug.) Sav.

Wie bekannt sitzt jede Borste in einer besonderen Tasche, an deren Grunde ihre Bildungszelle liegt. In Verbindung mit dieser Tasche steht ein besonderer Sack, die sog. Ersatzborstentasche, in welcher eine neue Borste gebildet wird, als Produkt einer einzigen Zelle (Bildungszelle), und die nach Abnutzung der alten Borste an ihren Platz tritt. Die letzteren fallen bekanntlich nicht nach außen, sondern in die Leibeshöhle hinein. Jede der Borstentaschen, deren

Bau von dem der Körperwand verschieden ist, hat eine besondere Muskulatur zur Bewegung der Borste.

Nach CLAPARÈDE (1876) ist die Borstentasche ein aus Plasma bestehender Sack, in welchem Kerne liegen. PERRIER (1874) erkannte nur die feine Membran, die mit der Cuticula in Verbindung steht, die ganze Borste umgibt und an welcher die Muskelfasern befestigt sind.

Im Gegensatz dazu hat VEJDOVSKÝ (1884) gezeigt, dass der Bau der Borstentasche ein zelliger ist, dass ihre, durch das Wachsthum der Borsten verlängerten Zellen die spindelförmigen Kerne enthalten. Diese Angaben wurden im Allgemeinen durch die weiteren Untersuchungen bestätigt. Von neueren Forschungen sind die von CERFONTAINE (1890) und BEDDARD (1895), neben den Untersuchungen über die Entwicklung der Borsten von BERGH (1890) und von RANDOLPH (1891) besonders wichtig. Im Ganzen kann man die Borstentasche als durch Einsenkung und Modifikation der Körperwand entstandene schlauchähnliche Gebilde betrachten, welche in inniger Beziehung zu der letzteren stehen.

Die Körperwand selbst besteht bei den Regenwürmern bekanntlich aus den succesiven Schichten Cuticula, der Epidermis und dem Hautmuskelschlauch, der seinerseits aus der Ring- und Längsmuskelschicht zusammengesetzt ist (Fig. 1, Taf. XXXVI, *Cut*, *Ep*, *RM*, *LM*).

An den Mündungsstellen der Borstentasche ändert sich der Bau der Körperwand. Wie ihre Entwicklungsgeschichte zeigt, kann man die Borstentasche als eine Einsenkung der Epidermis in das Innere des Körpers betrachten (VEJDOVSKÝ 1888; BERGH 1890; RANDOLPH (1891). Der in die Borstentasche umgewandelte eingesenkte Theil der Körperwand zieht die umgebende unveränderte Epidermis mit ihrer Cuticularhülle etwas mit sich und durchbohrt die Ring- und Längsmuskelschichten (Fig. 1, Taf. XXXVI; Textfig. 15).

Der ganze Unterschied zwischen den untersuchten Arten der Regenwürmer bestand, bei gleichaltrigen Thieren, in einer etwas anderen Anordnung der Borsten bei *Lumbricus terrestris* L. an den Körperenden. In allem Übrigen stimmen die Borstentaschen bei *Lumbricus terrestris*, *Lumbricus rubellus* und *Eisenia foetida* vollständig überein. Dagegen zeigen die Borstentaschen an verschiedenen alten Thieren derselben Art bedeutende Abweichungen in ihrem Bau, wie weiterhin genauer ausgeführt werden wird.

Zur Untersuchung der Borstentaschen wurden ausschließlich Schnitte von Würmern verwendet, welche nach der Abtödtung in schwachem Alkohol oder Chloroformwasser mit Sublimatessigsäure,

Alkohol (50—70°) oder besonders mit Pikrinessigsäure konservirt waren. Von Färbungsmethoden wurden fast ausschließlich Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Eosin angewendet.

An den Borstentaschen müssen zunächst zwei Theile unterschieden werden, welche in Bau und Struktur von einander abweichen — die echte Borstentasche oder der sog. Borstenfollikel (Fig. 1, Taf. XXXVI, *Bf*) und der eingesenkte Theil der Epidermis oder die sog. »Epidermaltasche« (*Ept*). Wie Fig. 1, Taf. XXXVI zeigt, ist die Epidermis mit ihrer Cuticula bis zur mittleren Verdickung der Borste ohne besondere Veränderungen in das Innere des Körpers eingestülpt.

Die Cuticula senkt sich als Rohr in die Epidermaltasche ein. Querschnitte durch die Öffnung der letzteren, wie auch die Längsschnitte zeigen, dass öfters eine mäßige Verdickung der Cuticula an der Mündung der Epidermaltasche vorhanden ist. Zwischen diesem Cuticularrohr und der Borste selbst bleibt stets ein freier Raum, so dass die Borste von ihrer mittleren Verdickung an frei hervorragt. Das Cuticularrohr erstreckt sich bis zu der mittleren Verdickung der Borste und endet, sich mehr und mehr verjüngend, als kaum von der Borstensubstanz zu unterscheidende Membran, die aber nicht die ganze Borste umhüllt, wie einige Forscher glaubten (z. B. PERRIER, 1874). Querschnitte durch die mittleren und inneren Theile der Borstenfollikel zeigen keine Spur von cuticularen Hüllen um die Substanz der Borste (vgl. Figg. 7 *b* und 7 *c*, Taf. XXXVI, *Bf*).

Die Epidermis verliert am Eingang in die Borstentasche ihre Drüsenzellen. An Flächenschnitten kann man gut sehen, dass um die Öffnung der Epidermaltasche herum die Epidermiszellen polygonale, gut erkennbare Grenzen haben (Fig. 7 *a*, Taf. XXXVI, *Ep*). An den Längsschnitten sieht man unter günstigen Umständen, dass in der Region der Ringmuskulatur die Schicht der Epidermiszellen drei, von außen nach innen auf einander folgende Verdickungen zeigt (Fig. 1, Taf. XXXVI, *Ept*, *Epa*). Mit der dritten Verdickung, welche die Borste ringförmig dicht umfasst, endet die Epidermaltasche (*Ab*). In der unmittelbaren Umgebung der eingesenkten Epidermis fehlt die gewöhnliche Ringmuskelschicht in ihrer ganzen Dicke und an ihre Stelle treten besondere Gebilde. CLAPARÈDE (1869) hat diese zuerst als Protoplasmafäden bezeichnet, VEJDOVSKÝ (1884) dagegen sie mit den Epidermiszellen identificirt und als echte mit spindelförmigen Kernen versehene Fadenzellen beschrieben (Figg. 1 und 7 *a*, Taf. XXXVI, *Fdx*).

Die genauere Betrachtung der in allen Richtungen angefertigten Schnitte zeigt, dass diese Zellen wie platte, mit einander durch feine Fäden verbundene, lamellöse, mit vielen Kernen versehene Gebilde aussehen. Im Querschnitt (Fig. 7 *b*) erscheinen diese Lamellen sehr dünn und nur in der Umgebung der Kerne verdickt. Diese letzteren sind klein und oval, ähnlich den Kernen der Ringmuskelschicht. Die Richtung dieser Lamellen ist nicht regelmäßig; man kann aber im Allgemeinen sagen, dass sie von der Ringmuskelschicht schief nach innen, zu den Epidermaltaschenzellen gehen.

Der eigentliche Borstenfollikel fängt erst mit der hintersten Verdickung der Epidermaltasche an (Fig. 1, Taf. XXXVI, *Ab*). Er selbst kann im Allgemeinen als ein zelliger Schlauch betrachtet werden. Die Zellen desselben ließen keine Grenzen erkennen, sondern schienen verschmolzen zu einer die Borste umschließenden dünnen Hülle. An den Querschnitten der Follikel ist zwischen der Borste und dem Follikel kein Zwischenraum sichtbar (Fig. 7 *b* und 7 *c*, Taf. XXXVI, *Bf*).

Betrachtet man einen Borstenfollikel, so sieht man, dass er an seinem proximalen, in der Leibeshöhle liegenden Theil etwas breiter ist als dort, wo er in die Epidermaltasche übergeht. Im Allgemeinen hat er, wie die Borste selbst, eine schwach gebogene Form.

Das Protoplasma der Follikelwand ist fein längsfaserig (Fig. 1, Taf. XXXVI, *Bf*). Die besonders gut erkennbaren und ziemlich großen Kerne enthalten stark gefärbte Kernkörperchen und Granula (Fig. 1, Taf. XXXVI, *Ffk*).

Am Grunde des Follikels, am innersten Ende der Borste, liegt die Bildungszelle derselben; sie ist aber nur bei jungen Thieren oder bei älteren nur in den hinteren Schwanzsegmenten vorhanden. Alte Borstenfollikel mit stark entwickelten Ersatzborsten haben keine Bildungszelle mehr und die Basis der Borste ist von dem faserigen Protoplasma des Follikels umhüllt. Diese Protoplasmafaserung (Fig. 1, 2 und 3, Taf. XXXVI, *Prf*) strahlt von da nach verschiedenen Richtungen, wie von einem Centrum aus und ist mit Eosin unfärbbar, was sie von den Follikelmuskeln unterscheidet, so dass sie an den Schnitten wie eine durchsichtige Hülle des inneren Theiles der Borste erscheint.

Die Bildungszelle selbst, wenn sie als solche noch erkennbar ist, zeichnet sich durch ihre starke Tingirbarkeit von den umgebenden anderen Zellen, sowie auch durch die deutliche Wabenstruktur ihres Protoplasmas aus. Sie enthält einen großen, stark färbbaren Kern und umfasst die ganze Basis der auf ihr sitzenden Borste wie ein Becher.

In Längsschnitten der Borstenanlage bildet sie an beiden Seiten der Borstenbasis gut erkennbare Anschwellungen aus stark körnigem, intensiv gefärbtem Protoplasma (Textfig. 14).

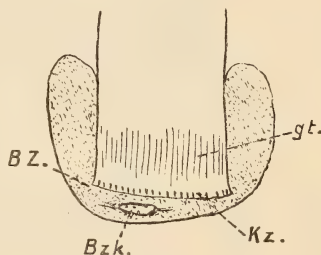
Dem Grunde der Borstentaschen, welche keine Bildungszelle besitzen, liegen eigenthümliche Zellen mit gut entwickelten Kernen und feinkörnigem Protoplasma an (Figg. 2 und 3, Taf. XXXVI, *Zgb*). Sie können in direkter Verbindung mit dem Grunde des Borstenfollikels stehen, da wo derselbe von den protoplasmatischen Fibrillen umhüllt ist. Diese Verbindung ist entweder unmittelbar oder erfolgt durch lang ausgezogene Fortsätze dieser Zellen. Außer diesen kleinen Zellen, welche in verschiedener Zahl (bis zu vier) neben einer Borste vorhanden sein können, findet man noch größere und schon nicht mehr in Verbindung mit dem Borstenfollikel stehende solche Zellen (Fig. 3, Taf. XXXVI, *Zgb*). Diese liegen frei im Bindegewebe als follikelähnliche Gebilde. Ihre Kerne sind groß mit vielen Granula, ähnlich wie der Kern der Bildungszelle. Letztere Zellen sind vermuthlich die Anlagen von Ersatzborstentaschen (s. weiter unten).

Der Borstenfollikel selbst ist dicht von der zugehörigen Muskulatur bedeckt.

Dieselbe färbt sich mit Eosin schön roth, während die Zellen, welche zu dem Borstenfollikel oder dem Bindegewebe gehören, ungefärbt bleiben. Diese Muskelbündel bewegen die Borstentaschen und zwar sind besondere retrahirende und protrahirende Muskeln zu unterscheiden.

Die Protraktoren (Musculi parietovaginales) bestehen aus einer Anzahl von Muskelbündeln, welche vom Grunde des Follikels strahlenförmig nach außen zur Haut gehen. Sie verbinden sich nicht mit der Längsmuskulatur, wie RATZEL (1869) meinte, sondern dringen nach PERRIER (1874) und den neuen Forschern durch die Ringmuskulatur bis nahe zur Epidermis vor (Fig. 1 *Pr.M*, Figg. 2 und 7 *c*, *B.M*, Taf. XXXVI; Textfig. 15 *Pr*).

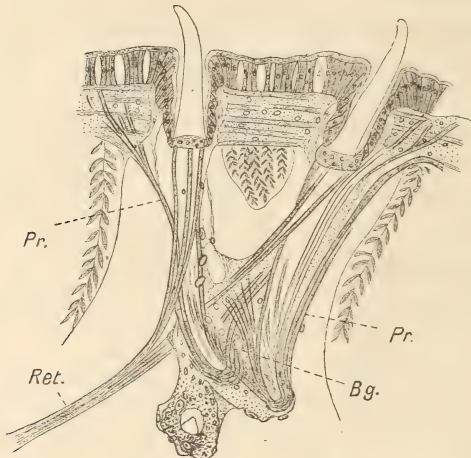
Die proximalen Partien zweier zusammengehöriger Borstenfollikel sind durch eine besondere bindegewebige Masse und auch durch Muskeln vereinigt (Fig. 1, Taf. XXXVI, *Bg*). In dieser Masse liegen viele kleine Kerne. Dies Gewebe, welches von den Borstenmuskeln-



Textfig. 14.

Längsschnitt durch die Basis einer jungen Borste von *Lumbricus terrestris* L., Müll. *gt*, sich färbender Theil der Borste; *Kz*, schmale, kappenartige Zone, wo die sich färbenden Längsfibrillen sichtbar sind; *Bzk*, Kern der Bildungszelle (*BZ*).

bündeln durchzogen wird und manchmal auch Blutgefäße enthält, dringt in das Cölom des Wurmes vor als eine kompakte Anschwellung, die die Muskelsysteme der beiden Follikel fest vereinigt. In dieser Masse verlaufen auch die Retraktoren (M. folliculares) der Borste, welche PERRIER (1874) und CLAPARÈDE (1862, 1869) nicht kannten (Fig. 1, Taf. XXXVI; Textfig. 15 *Ret*). Nach CERFONTAINE (1890), dessen Angabe ich bestätigen kann, spannt sich zwischen den vier Borstentaschen auf jeder Seite eines Segments ein Retraktor aus,



Textfig. 15.

Muskulatur eines Paares von Borstentaschen mit dem Zeichenapparat angefertigt. *Pr.*, protrahierende, *Ret.*, retrahierende Muskeln; *Bg.*, Bindegewebe. Vergr. 214.

dessen Enden, sich gabelnd, an die beiden dorsalen und beiden ventralen Taschen der betreffenden Seite herantreten. Längs der Taschen laufen die Retraktorfasern bis zur Ringmuskulatur distalwärts.

Das flache Peritonealepithel mit seinen besonderen Kernen überzieht die proximalen Enden der Borstentaschen sammt der bindegewebigen Masse der Follikel (Fig. 1, Taf. XXXVI, *Per.ep*).

Die Ersatzborsten liegen in besonderen sog. Ersatzborstentaschen, welche je nach ihrem Alter verschieden groß sind. Bei jungen Thieren sind die Ersatzborstentaschen, welche überhaupt nur kleine Borsten in den ersten Entwicklungsstadien enthalten, kleine Anschwellungen oder Follikel. Auf Schnitten kann man alle Stadien der Borstenentwicklung von kleinen, kaum bemerkbaren, dreieckigen kegelartigen Gebilden bis zur halben Größe der alten Borstenfollikel mit entsprechender Entwicklung der Ersatzborstentaschen sehen. Die Ersatzfollikel selbst liegen weiter nach innen als die Wurzeln der ausgebildeten Borsten, mehr oder weniger frei in der Leibeshöhle, so dass nur ihre distalen Enden mit den zugehörigen Follikeln oder auch unter einander verbunden sind (Fig. 1 und 3, Taf. XXXVI, *Ebt*). Ganz junge Taschen sind dagegen vom Bindegewebe des Mutterfollikels noch ganz umhüllt und in dasselbe eingeschlossen (Fig. 3, Taf. XXXVI, *Ebt*).

Man kann fast immer nachweisen, dass die Ersatzfollikel bis zum entwickelten oder »Mutterfollikel« direkt heranreichen und mit diesem zusammenhängen.

Schnitte durch sehr junge Ersatzborstentaschen (Figg. 3 und 6, Taf. XXXVI) zeigen klar, dass die Borsten in ihnen, abgesehen von der Bildungszelle, noch von drei Zellgebilden umgeben sind, die keine scharfen Grenzen gegen einander erkennen lassen. Von diesen drei großen Kernen liegen zwei an den Seiten und einer an der Spitze der Ersatzborste (Figg. 3 und 6, Taf. XXXVI, *Sz.K*³). Sie haben denselben Bau, wie der früher beschriebene Kern der Bildungszelle am Grunde des Follikels. In den beiden »Seitenzellen« und ähnlich auch der Bildungszelle findet man auf Längsschnitten um die Kerne eine feinwabige, stärker gefärbte, spindelförmige Plasmadifferenzirung (Fig. 6, Taf. XXXVI, *Sp*). Das übrige Protoplasma dieser drei Zellen ist dagegen mehr oder weniger gleichmäßig wabig und färbt sich schwächer.

Die jungen Borsten selbst wurden schon im ersten Theil beschrieben und treten zuerst als niedrig kegelförmige Gebilde auf, welche sich allmählich durch Zuwachs an der Basis verlängern. Alle Übergangsstadien sind in der Textfig. 2 dargestellt. Die jungen Borsten sind auf Schnitten gewöhnlich von einem lichten, vermuthlich nur mit Flüssigkeit erfüllten Raum umgeben, welcher die Seitenzellen von der Borstenoberfläche trennt, wogegen die Bildungszelle der Borstenwurzel stets dicht anhaftet. Dieser Raum dürfte, wie schon PERIER (1874) vermuthet, wohl ein Produkt der Konservirung sein, eben so auch die zarte hüllenartige Grenze des Raumes gegen die Seitenzellen (Fig. 6, Taf. XXXVI, *R*).

Querschnitte durch die Ersatzborstentaschen zeigen, dass das Protoplasma, welches die großen Kerne umgiebt, unmittelbar in ein äußeres übergeht, in welchem eine Menge kleiner Kerne zerstreut liegen (Fig. 5, Taf. XXXVI, *L.P*). Der Unterschied zwischen den beiden Protoplasmaarten liegt in ihrem Bau. Das der großen Seitenkerne (Fig. 5 *K.P*) erscheint in Querschnitten mehr oder weniger körnig, das der Hülle (*L.P*) dagegen ist fein radiärfaserig; auf Längsschnitten erscheint es daher auch längsfaserig. Eine schärfere Grenze zwischen diesen beiden Protoplasmaarten findet sich nur an jüngsten Follikeln oder nur an der Bildungszelle (Fig. 5, Taf. XXXVI, *Bx*).

Der Unterschied zwischen den mehr erwachsenen und den ganz jungen Ersatzborstentaschen liegt in der Verlängerung der Tasche unter Vermehrung der Kerne und dem Wachsthum der Borste.

Die äußere Hülle der Ersatzfollikel aber ist bei älteren leicht von den Seitenzellen durch die kleinen, aber sehr zahlreichen Kerne zu unterscheiden.

In jungen, sowohl als in entwickelten Ersatzborstentaschen ist, wie Figg. 1, 3, 4 und 6, Taf. XXXVI zeigen, immer zwischen den umgebenden Seitenzellen und der Borste der schon oben erwähnte Raum vorhanden, welcher durch die dritte äußere Seitenzelle distalwärts abgeschlossen ist. Dieser Raum, vermuthlich ein Produkt der Schrumpfung der Seitenzellen, umgiebt die jungen Borsten fast gleichmäßig breit, verlängert sich mit dem Wachsthum der Ersatzborstentasche. In großen Ersatzborstentaschen erscheint er nur wie ein sehr feiner langgestreckter Spaltraum.

Man kann die kleinkernige Hülle der Ersatzborstentaschen (Fig 6, Taf. XXXVI, *HK*) bis zu dem Bindegewebe, welches die Wurzel der Mutterfollikel umhüllt und noch weiter verfolgen, wo sie dann mit der entsprechenden Umhüllung des Mutterfollikels selbst verwachsen ist; denn ihre Kerne sind gleicher Art und Größe wie die des Bindegewebes des Mutterfollikels. Die Ersatzborstentaschen haben also bei vorgerückter Entwicklung der Ersatzborsten eine eben solche direkte Verbindung mit den Muttertaschen, wie dies z. B. bei *Echiurus* der Fall ist, wo nach SPENGLER (1880) die Ersatzborstentaschen aus den Wänden des alten Follikels als Seitensäckchen hervorgehen. Die verbrauchten alten Borsten fallen bei *Lumbricus*, wie bekannt, nicht nach außen, sondern in die Leibeshöhle und die Ersatzborsten sollen aus ihrer Tasche direkt durch die erwähnten Verbindungen in den alten Follikel hineinwachsen. Wie schon oben bemerkt, gehen die Ersatzfollikel wahrscheinlich aus den beschriebenen eigenthümlichen Zellen (*Z.gb*) an der Wurzel der großen (Mutter-)Follikel hervor.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. O. BÜTSCHLI meinen innigsten Dank auszusprechen für den Hinweis auf das behandelte Thema und den hilfreichen Beistand, welchen er mir in reichem Maße zu Theil werden ließ. Auch Herrn Prof. SCHUBERG danke ich für seine stets lebenswürdige Hilfe und werthvollen Rathschläge.

Heidelberg, im November 1902.

Litteratur.

1895. F. E. BEDDARD, A Monograph of the Order Oligochaeta. London.
1901. W. BIEDERMANN, Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Aus: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXVI. Nach dem Referat von O. BÜTSCHLI im Zool. Centralbl. VIII. Jahrg.
1900. F. BLOCHMANN, Untersuch. über den Bau der Brachiopoden. 2. Theil. Jena.
1892. O. BÜTSCHLI, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.
1898. — Untersuchungen über Strukturen. Leipzig.
1901. — Einige Beobachtungen über Kiesel- und Kalknadeln von Spongien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIX.
1890. P. CERFONTAINE, Recherches sur le système cutané et sur le système musculaire du Lombric terrestre. Arch. de Biol. Vol. X.
1862. E. CLAPARÈDE, Recherches anatomiques sur les Oligochètes. Mém. soc. phys. Genève. T. XVI.
1869. — Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIX.
1870. — Les annélides chétopodes du Golfe de Naples. Suppl. Mem. soc. phys. Genève. T. XX.
1862. J. D'UDEKEM, Mémoires sur les Lombriciens. Mém. Ac. Roy. Belge. Bd. XXXV.
1868. E. EHLERS, Die Borstenwürmer. Leipzig.
1887. H. EISIG, Monographie der Capitelliden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 16. Monogr. Berlin.
1897. E. GOODRICH, Notes on Oligochaetes. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXXIX.
1856. E. HERING, Zur Anatomie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurms. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VIII.
1845. W. HOFFMEISTER, Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. Braunschweig.
1885. W. MCINTOSH, Report on the Annelida Polychaeta. In: Reports of the scientific Results of Voyage of H. M. S. »Challenger«. Zoology. Vol. XII.
1900. W. MICHAELSEN, Oligochaeta. Aus: Thierreich. 10 Lief.
1885. F. NANSEN, Bidrag til Myzostominer. Anatomi og Histologi. Bergen.
1872. E. PERRIER, Histoire naturelle de Dero obtusa. Arch. de zool. exp. Vol. II.
1874. — Études sur l'organisation des lombriciens terrestres. Idem. Vol. III (et IX).
1890. A. QUATREFAGES et L. VAILLANT, Histoire naturelle des Annelées. Aus: Suites de Buffon. T. III. 1^{re} Partie. Paris.
1891. H. RANDOLPH, The Regeneration of the Tail in Lumbricus. Zool. Anz. Bd. XIV.
1869. F. RATZEL, Histologische Untersuchungen an niederen Thieren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIX.
1884. D. ROSA, Revisione dei Lumbricidi. Mem. R. Ac. Torino. Vol. XLIII.
1900. A. SCHUBERG, BÜTSCHLI's Untersuchungen über den Bau quellbarer Körper und die Bedingungen der Quellung. Zool. Centralbl. 7. Jahrg.
1876. C. SEMPER, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Arb. Zool. Inst. Würzburg. III. Bd.

1880. J. SPENGEL, Beiträge zur Kenntniss der Gephyreen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIV.
 1899. B. SUKATSCHOFF, Über den feineren Bau einiger Cuticulae und die Spongienfasern. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVI.
 1884. F. VEJDOVSKÝ, System und Morphologie der Oligochäten. Prag.
 1888. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXIII.

Die Borsten von Regenwürmern (Figg. 1—23, Taf. XXXIII; Figg. 1 bis 4, Taf. XXXIV).

Die Figg. 1, 2, 4, 7, 9, 10, 15, 21 und 22, Taf. XXXIII gehören zu *Lumbricus terrestris* L., die Figg. 3, 11, 16, Taf. XXXIII und Fig. 2, Taf. XXXIV zu *Lumbricus rubellus* Hoffm., die Figg. 12, 13, 17, Taf. XXXIII zu *Eisenia foetida* (syn. *Lumbricus foetidus* Dug.) Sav. Die anderen Figuren beziehen sich auf Borsten nicht genauer bestimmter Arten von *Lumbricus* oder *Eisenia*.

Fig. 1. Frische isolirte Borste von *Lumbricus terrestris* L., Müll. mit den gewöhnlichen hellen und dunklen Querschichten und Längsstreifen. *Vt*, vorderer Theil der Borste, welche aus dem Follikel hervorragt; *Bt*, basaler Theil, welcher im Follikel sitzt; *W*, Wurzel der Borste; *Vd*, mittlere Verdickung der Borste; *Ls*, Längsstreifung; *Qs*, Querstreifung der Borstensubstanz. Vergr. 305. Zeichenapparat.

Fig. 2. Borste nach kurzer Erhitzung über dem Bunsenbrenner mit den gaserfüllten Bläschen und Röhren, welche schief zu der Borstenachse angeordnet sind. Dieselben Bezeichnungen wie für Fig. 1. *Lr*, gaserfüllte Röhren in der Richtung der Borstenachse. Vergr. 107. Zeichenapparat.

Fig. 3. Borste nach längerer Erhitzung über dem Bunsenbrenner mit merkbarer Schrumpfung. *Lr*, gaserfüllte Längsröhren, welche schief zu der Borstenachse sich erstrecken; *Lk*, größere Lücken, welche durch Verschmelzung der Gaserfüllungen gebildet sind. Vergr. 107.

Fig. 4. Eine Borste nach $\frac{1}{4}$ stündiger Behandlung mit 35%iger Kalilauge bei 40—50° C. Oberflächliche Längsstreifung. *Vsp*, frühere äußerste (distale) Spitze der frischen Borste. Vergr. 305.

Fig. 5. Optischer Längsschnitt einer aus Xylol bei 40—50° ausgetrockneten Regenwurmborste mit Alterniren von hellen (*Hq*) und dunklen (*Dq*) Querstreifen. Zeichenapparat. Vergr. 2340.

Fig. 6. Eine Stelle der Oberfläche des basalen Theiles einer aus Xylol im Vacuum ausgetrockneten Regenwurmborste, wo das alveolarsaumähnliche Netz sichtbar ist. Vergr. 1560.

Fig. 7. Die Oberfläche einer mit 18%iger Salzsäure gekochten Borste (s. Fig. 22). Wabige Struktur ist deutlich sichtbar. Vergr. 1320.

Fig. 8. Etwas schematisirtes Bild der gaserfüllten Bläschen (*Bl*) und ihre Verschmelzung in Längsröhren (*Lr*) bei hoher Einstellung. Unter der Luftpumpe ausgetrocknet und in geschmolzenen Kanadabalsam eingebettete Borste. Vergr. 2340.

Fig. 9. Alveolarsaumähnliche oberflächliche Wabenschicht (*Alv*) einer erhitzten Regenwurmborste. Optischer Längsschnitt des in Fig. 10 von der Seite gesehenen Netzes. Vergr. 2340.

Fig. 10. Wabenstruktur der Oberfläche einer kurz auf dem Bunsenbrenner erhitzten Regenwurmborste. Fig. 10a bei tiefer, Fig. 10b bei hoher Einstellung. Zeichenapparat. Vergr. 2340.

Fig. 11. Das eine Ende einer in 37%iger Salzsäure aufgequollenen Borste, deren Basaltheil schon durch die Salzsäure völlig zerstört wurde. Fibrillärer Bau (*F*) des Inneren gut erkennbar. Vergr. 107.

Fig. 12. Mittelpartie einer mit 10%iger Kalilauge isolirten Regenwurmborste. Kryställchen (*K*) erfüllen fast das ganze Borsteninnere. Zeichenapparat. Vergrößerung 305.

Fig. 13. Theil derselben Borste (wie in Fig. 12) bei 2340facher Vergr. *K*, die kleinen Kryställchen.

Fig. 14. Einzelne isolirte Kryställchen, welche nach Wirkung der Kalilauge im Innern der Borste auftreten (vgl. Figg. 12 u. 13). Vergr. 2340.

Fig. 15. Theil einer aus Xylol im Vacuum getrockneten Borste. Verschiedene Gaserfüllungen. *Bl*, einzelne Bläschen; *Blk*, Bläschenkettchen; *Lr*, Längsröhrchen. Längsröhrchen und Bläschenreihen sind parallel zu einander, schief zu der Borstenachse. Zeichenapparat. Vergr. 1560.

Fig. 16. Theil der Randpartie einer über der Flamme kurz erhitzten Borste (aus Fig. 2, äußerer Abschnitt). Einzelne Gaserfüllungen schief zu der Borstenachse. *Bl*, einzelne Bläschen; *Lr*, Längsröhrchen; *Qw*, Querwände zwischen benachbarten Bläschen. Vergr. 2340.

Fig. 17. Innerer Theil einer im Vacuum aus Xylol ausgetrockneten Regenwurmborste. Zahlreiche gaserfüllte Längsröhrchen (*Lr*) und Bläschen (*Bl*); in der Querrichtung nur als einzelne Reihen der Bläschen (*Qbl*). Alterniren der hellen und dunklen Querstreifen (*HQ* und *DQ*). Querreihen von Bläschen nur in den hellen Querstreifen. Tiefe Einstellung. Vergr. 2340.

Fig. 18. Wabenstruktur im Inneren einer über der Flamme kurz erhitzten Borste. *HQ*, helle Querstreifen; *DQ*, dunkle Querstreifen. An einigen Stellen ist die Längsanordnung der Alveolen (*Lr*) sichtbar. Tiefe Einstellung. Vergrößerung 2340.

Fig. 19. Anordnung der Gasbläschen in den peripherischen Schichten nach längerer Erhitzung über der Flamme. *Ibl*, einzelne gaserfüllte Bläschen; *Lr*, Bläschen zu Längsröhrchen vereinigt. Zeichenapparat. Vergr. 1160.

Fig. 20. Ein Theil einer zwischen zwei Objektträgern gepressten frischen Regenwurmborste. In der Borstensubstanz (*B.Sub*) sind viele längs der Borstenachse verlaufende Spalträume (*Sp*) sichtbar. *Fl*, flüssiger Inhalt dieser Spalten; *Bl*, Gasbläschen in dem letzteren. Vergr. 1160.

Fig. 21. Längsschnitt durch eine junge Ersatzborste. Färbung mit Boraxkarmin. *Lf*, Längsstreifung in dem distalen Theil. Vergr. 1160.

Fig. 22. Eine mit 18%iger Salzsäure gekochte Regenwurmborste. Der fibrilläre Bau (*F*) deutlich sichtbar. Vergr. 71. Zeichenapparat.

Fig. 23. Optischer Längsschnitt der basalen Theile einer mit 10%iger kalter Salzsäure 10 Stunden behandelten Borste.

Fig. 23a. Längsschnitt mit deutlichem fibrillären Bau im Inneren. *Rp*, Randpartie, wo die Struktur nicht deutlich ist; *Lf*, Längsfibrillen im Inneren; *Hlr*, gaserfüllte Räume zwischen den sog. Fibrillen. Vergr. 1160.

Fig. 23b. Dieselben Räume (*Hlr* der Fig. 23a) bei 2340facher Vergr. Man sieht die seitlichen Verbindungen (*Ae*) der Fibrillen (*Lf*).

Tafel XXXIV.

Fig. 1. Ein Stück einer mit Eau de Javelle macerirten Borste (ca. $\frac{1}{4}$ Stunde in der Kälte). *Lf*, Längsfibrillen mit deutlichen Knotenpünktchen, von denen Querwände ausgehen; *E*, durch schwaches Klopfen isolirte Endstücke der Fibrillen, welche die Querwände (*Q*) als Seitenäste haben. Wasserpräparat. Bismarckbraun. Vergr. 2340.

Fig. 2. Eine Regenwurmborste nach der Einwirkung von MILLON's Reagens. Vergr. 107.

Fig. 3. Durch Zerklopfen der in Fig. 1, Taf. XXXIV gezeichneten Borstentheile erhaltene Fragmente. Färbung mit Bismarckbraun. Wasserpräparat. Bezeichnungen wie bei Fig. 1, Taf. XXXIV. Vergr. 2340.

Fig. 4. Etwas schiefer Querschnitt durch eine junge Ersatzborste. *W*, Wabenreihen. Zeichenapparat. Vergr. 2340.

Borsten von *Nereis pelagica* L. (Figg. 5—15).

Fig. 5. Eine Borste mit nadelförmigem Endanhang. *St*, Stamm der Borste; *A*, Anhang, welcher in besonderer Vertiefung (*Tf*) des Stammes sitzt; *H*, feine Härchungen des Anhangs. Zeichenapparat. Vergr. 107.

Fig. 6. Eine Borste mit sichelförmigem Endanhang. Dieselben Bezeichnungen wie Fig. 5, Taf. XXXIV, *q*, Querstreifen von hellerer Substanz. Zeichenapparat. Vergr. 305.

Fig. 7. Ein Theil der Borste nach Austrocknen bei 40—50° C. Die Gaserfüllungen in den hellen Querstreifen (*q*). *Qw*, Längswände in den Querstreifen; *Bl*, Bläschen in der Substanz zwischen den hellen Querstreifen. Tiefe Einstellung. Vergr. 2340.

Fig. 8. Dieselbe Borste wie in Fig. 7, andere Stelle, wo die Gaserfüllungen in den hellen Querstreifen theilweise aus Querreihen von Bläschen bestehen. *q*, gaserfüllte Querstreifen; *Bl*, einzelne Bläschen; *Blk*, Bläschenkette, welche die ganzen Querstreifen erfüllen. Vergr. 2340.

Fig. 9. Stärkere, zum Theil verschmolzene, Gaserfüllungen einer bei 40—50° C. getrockneten Borste. Hohe Einstellung. *q*, gaserfüllte Querstreifen; *Ver*, Verschmelzungen zwischen auf einander folgenden gaserfüllten Querstreifen. Vergr. 1560.

Fig. 10. Distales Ende einer bei 50—60° C. aus Xylol ausgetrockneten Borste (wie Fig. 7, Taf. XXXIV). Die gaserfüllten Bläschenreihen (*Blk*) verschmelzen zu Längsröhrchen (*Lr*). Vergr. 1560.

Fig. 11. Der Basaltheil einer Borste, welche mit 1%iger Kalilauge isolirt und dann bei 50—60° C. aus Xylol getrocknet wurde. *q*, helle Querstreifen; *Blk*, Quer- und Längsreihen von Bläschen. Vergr. 1560.

Fig. 12. Querschnitt durch eine Borste. Der Schnitt ist zwischen zwei hellen Querstreifen, also nur durch die Grundsubstanz, geführt. *Un*, periphere, weniger gefärbte Region; *gf*, innere, stärker gefärbte Region; *Ws*, Stelle, wo Wabenstruktur angedeutet. Färbung mit Gentianaviolett. Vergr. 1560.

Fig. 13. Querschnitt einer Borste durch einen der hellen Querstreifen (wie in Fig. 15, Taf. XXXIV). *Un*, ungefärbte Peripherie; *gf*, gefärbte Mittelpartie; *hq*, *hq'*, hellere Felder (in Fig. 15, Taf. XXXIV, als *q'* und *q''*), wo die Wabenstruktur (*Wst*) deutlich sichtbar ist und an der Peripherie, als scharf abgegrenzt

Wabenring (*W*) erscheint. *Ws*, Stellen in der gefärbten Substanz, wo der Wabenbau deutlich ist. Zeichenapparat. Färbung mit Gentianaviolett. Vergr. 2340.

Fig. 14. Ende eines Borstenstammes, wo mehrere Reihen der helleren Querstreifen (*q*) vorhanden sind. Dieselben gehen in die feinen Längsstreifen (*qstr*) über und endigen als feine Linien (*L*). *Ls*, Längsstreifung in dem Anhang. Zeichenapparat. Vergr. 610.

Fig. 15. Eine Stelle eines Borstenstammes in Wasser, wo die doppelte Reihe von hellen Querstreifen (*q'*, *q''*) vorhanden ist. *Ls*, Längsstreifung der Grundsubstanz. Zeichenapparat. Vergr. 780.

Borste von *Heteronereis* sp.

Fig. 16. Theil einer *Heteronereis*-Borste, welche kurz über der Flamme erhitzt wurde. Die doppelte Reihe der hellen Querstreifen ist mit Gas erfüllt. Bezeichnungen dieselben wie in Figg. 7 und 8, Taf. XXXIV. Zeichenapparat. Vergr. 2340.

Die Stützborsten (*Aciculae*) von *Nereis cultrifera* Gr.

Fig. 17. Querschnitt durch eine *Acicula* von *Nereis cultrifera*. Feine Wabenstruktur. Färbung mit Bleu de Lyon. Dicke 7 μ . Vergr. 1560.

Fig. 18. Theil desselben Schnittes (wie in Fig. 17) bei Vergr. 2340. Regelmäßige Wabenanordnung.

Fig. 19. Theil eines Längsschnittes durch die *Acicula*. Färbung mit Bleu de Lyon. Feine Längsstreifung mit Querverbindungen. Dicke 5 μ . Vergr. 2340.

Tafel XXXV.

Haare und Borsten von *Aphrodite aculeata* L. (Figg. 1—22).

Fig. 1. Die zwei Arten der Haare. Wasserpräparat. Vergr. 1160.

1a. Haar mit oberflächlichem Netzwerk.

1b. Die homogene Haarform.

Fig. 2. Das Netzwerk des Haares von Fig. 1a, Taf. XXXIV, bei Vergr. 2340. *a* bei tiefer, *b* bei hoher Einstellung.

Fig. 3. Optischer Längsschnitt durch ein aus Xylol getrocknetes Haar ohne Gaserfüllungen. Die Waben der irisirenden Schicht (*Js*) gut sichtbar. *Hs*, homogene Randschicht. Vergr. 1160.

Fig. 4. Optischer Längsschnitt durch ein Haar, welches auf der Oberfläche das Netzwerk zeigt (s. Fig. 1a, Taf. XXXV). *Alv*, alveolarsaumähnliche Schicht der Oberfläche. Vergr. 2340.

Fig. 5. Randpartie eines über der Flamme erhitzten Haares mit gut sichtbarer Alveolarschicht (*Alv*). *Gr*, gaserfüllte Röhren, welche das ganze Innere des Haares erfüllen. Vergr. 2340.

Fig. 6. Aus Xylol getrocknetes Haar. Neben den Gaserfüllungen, welche als einzelne Bläschen (*Bl*) oder Längsröhren (*Lr*) erscheinen, ist eine Struktur (*str*) sichtbar. *Js*, helle, gaserfüllte irisirende Schicht. Vergr. 2340.

Fig. 7. Ein im Vacuum aus Xylol getrocknetes Haar in geschmolzenen Kanadabalsam eingeschlossen. Gut erkennbare dunkle (*Dq*) und hellere (*Hq*) Querbänder und schwach sichtbare Längsstreifung (*Ls*). Vergr. 1160.

Fig. 8. Ein im Vacuum aus Xylol getrocknetes Haar in Wasser. Gut erkennbarer Wabenbau der irisirenden Schicht (*Js*) im optischen Längsschnitt. Vergr. 2340.

Fig. 9. Über Flamme erhitztes Haar im optischen Längsschnitt. Das ganze Innere des Haares ist von gaserfüllten Längsröhrchen (*Lr*) eingenommen. *Alv.* Alveolarsaum. Vergr. 780.

Fig. 10. Stück einer frischen, abgeplatteten, feinen Borste. Gaserfüllte Hohlräumchen und ihre Verschmelzungen (*Blk*). Wasserpräparat. Vergr. 1160.

Fig. 11. Fragment einer abgeplatteten, feinen Borste, welche vor der Abplattung aus Xylol im Vacuum getrocknet war. Vergr. 2340.

Fig. 12. Ein aus Xylol bei 55° getrocknetes Haar. Bildung von Querstreifen (*St*) im Inneren. Vergr. 1160.

Fig. 13. Randpartie einer aus Xylol getrockneten feinen Borste in geschmolzenem Kanadabalsam (optischer Längsschnitt). Außer den mehr oder weniger verschmolzenen gaserfüllten Hohlräumchen (*Lr*) sind einzelne Waben in den hellen (*HQ*) und dunklen (*DQ*) Querstreifen als einzelne Bläschen (*Bl*) oder Bläschenkettchen (*Blk*) sichtbar. Vergr. 2340.

Fig. 14. Fragmente einer dicken Borste nach Maceration mit Eau de Javelle und Zerklopfung. Färbung mit Eisenhämatoxylin. Vergr. 2340.

Fig. 15. Ende eines aus Xylol getrockneten Haares. *Wk*, Reihen von größeren Hohlräumchen; *Bk*, Reihen von kleineren Bläschen. Zeichenapparat. Vergr. 2340.

Fig. 16. Eine dicke Borste aus Xylol bei 40–50° C. getrocknet. Quer gerichtete helle (*hQ*) und dunkle (*dQ*) Bänder, die aus noch feineren Streifen zusammengesetzt sind (*Qb*). *Ll*, feine Längslinien; *Wr*, feine Querlinie deutlicher Hohlräumchen. Vergr. 2340.

Fig. 17. Eine dicke Borste nach 48stündiger Behandlung mit 37%iger Salzsäure und nachheriger Färbung mit Gentianaviolett. Wasserpräparat. Halbschematisch. Ablösung der äußeren Schicht (*Per*) von dem Inneren (*Inn*). Vergr. 305.

Fig. 18. Ein Stück der äußeren Schicht einer dicken Borste (*Per*, der Fig. 17, Taf. XXXV). *Lr*, Alveolenreihen. Vergr. 2340.

Fig. 19. Oberfläche eines Haares nach Behandlung mit 37%iger Salzsäure. Auf der Oberfläche ein netzartiges Bild der Alveolarschicht. Vergr. 2340.

Fig. 20. Theil eines Querschnittes durch den basalen Theil einer dicken Borste. In dem centralen weniger gefärbten Theile des Schnittes einige Stellen mit deutlicher feiner Wabenstruktur (*Str*). *Gr*, stark gefärbte äußere Randpartie. Gentianaviolett. Vergr. 2340.

Fig. 21. Querschnitt eines Haares. Dicke 3 μ . Färbung mit Gentianaviolett. Irisirende Schicht der Waben (*Ws*) stark gefärbt. *W*, besonders gut sichtbare Waben der irisirenden Schicht; *Alv*, Alveolarsaum; *Wstr*, Wabenstruktur des Inneren des Haares; *hSt*, hellere wenig gefärbtere Stellen des Querschnittes. Zeichenapparat. Vergr. 2340.

Fig. 22. Theil eines Querschnittes durch ein Haar, an dem die Waben der irisirenden Schicht (*W*) theilweise verschmolzen erscheinen (*Js*). *Alv*, Alveolarsaum. Dicke 5 μ . Färbung mit Gentianaviolett. Vergr. 2340.

Borsten von *Spirographis Spallanzanii* Viv. (Figg. 23–25).

Fig. 23. Homogener Fortsatz einer Borste nach Austrocknung aus Xylol im Vacuum. Wabenstruktur ist durch die hervortretenden Gaserfüllungen als Bläschenreihen (*Blk*) erkennbar. *Lr*, Längsröhrchen. Zeichenapparat. Vergr. 1560.

Fig. 24. Optischer Längsschnitt der Randpartie des Mittelstückes einer Borste mit der homogenen äußeren Schicht (*Hr*) und stark entwickelten, zum

Theil gaserfüllten Längsröhrchen (*Ger*) im Inneren. In den Längsröhrchen einige Querwände (*q*) sichtbar. Kurze Erhitzung über der Flamme. Vergr. 1560.

Fig. 25. Homogene äußere Schicht einer Borste nach Abplattung. Wabenstruktur schwach sichtbar (*Hl*). *Ger*, innere gaserfüllte Substanz der Borste. Vergr. 2340.

Borsten von *Lingula anatina* Brug. (Figg. 26—31).

Fig. 26. Eine frische Borste in Wasser. *Ggr*, Grenzen der Glieder (*Gl*). Zeichenapparat. Vergr. 214.

Fig. 27. Stück einer frischen Borste in Wasser. Oberfläche. *Kr*, Kragen; *Ls*, Längsstreifung, im optischen Längsschnitt gezeichnet, an der Peripherie dichter als in der axialen Region der Borste. Zeichenapparat. Vergr. 1160.

Fig. 28. Ein Stück einer mit Eau de Javelle macerirten Borste nach schwacher Zerklopfung. *F*, Längsröhrchen isolirt als Fibrillen. Färbung mit Gentianaviolett. Vergr. 2340.

Fig. 29. Theil eines Längsschnittes durch die Borste. Zwischen gut sichtbaren Längslinien (*L*) sind an einigen Stellen sehr feine Querwände (*Q*) bemerkbar. Färbung mit Gentianaviolett. Vergr. 2340.

Fig. 30. Randpartie einer aus Xylol bei 40—50° C. getrockneten Borste in geschmolzenem Kanadabalsam. Viele Gaserfüllungen zwischen Längslinien (*L*) als Längsröhrchen (*Lr*) und Bläschenreihen (*Bk*). Vergr. 2340.

Dasselbe Bild zeigen die Längsschnitte, welche aus Xylol unter der Luftpumpe getrocknet wurden.

Fig. 31. Theil eines 5 μ dicken Querschnittes durch die Borste. Färbung mit Gentianaviolett. Stark gefärbtes Netzwerk mit hexagonalen Maschen. Vergr. 2340.

Tafel XXXVI.

Zur Histologie der Borstentasche der Regenwürmer.

Figg. 1, 3 und 4, Taf. XXXVI von *Lumbricus terrestris* L., Figg. 6 und 7 von *Lumbricus rubellus* Hoffm. Für die anderen Figuren Arten unsicher.

Allgemeine Abkürzungen für sämmtliche Figuren.

Muskeln, roth;	<i>Fdz</i> , Fadenzellen;
Borsten, gelb (oder Bor);	<i>Per.ep</i> , Peritonealepithel;
<i>Bg</i> , Bindegewebe;	<i>Prf</i> , protoplasmatische Fibrillen;
<i>Bt</i> , Borstentasche;	<i>RM</i> , Ringmuskulatur;
<i>Bx</i> , Bildungszelle der Borste;	<i>Stx</i> , Seitenzelle der Ersatzborstentasche;
<i>Cut</i> , Cuticula;	<i>Stzk</i> , Seitenzelle, deren Kerne;
<i>Ep</i> , Epidermis;	<i>Zgb</i> , besondere Zellengebilde (Urzellen
<i>Eb</i> , Ersatzborste;	von Ersatzborstentaschen?).
<i>Ebt</i> , Ersatzborstentasche;	

Fig. 1. Längsschnitt durch ein Paar von Borstentaschen und Ersatzborstentaschen. Vergr. 214. Kombiniert nach zwei mit dem Zeichenapparat gezeichneten auf einander folgenden Schnitten. Der Schnitt geht fast gerade durch die Längsachse der Borste *a*, die Borste *b* dagegen ist nur an ihrer Basis angeschnitten. Nur eine Ersatzborstentasche (*Ebt*) ist ganz sichtbar; von der anderen, die unmittelbar darunter lag, nur ein sehr kleines Stück (*Zw. Ebt*). Färbung mit Hämatoxylin und Eosin.

Ept, Einsenkung der Epidermis, sog. Epidermaltasche; *Epa*, Anschwellungen der Epidermaltasche im Tangentialschnitt; *Ab*, Beginn des eigentlichen Borstenfollikels an der letzten Verdickung der Epidermaltasche; *LM*, Längsmuskulatur; *Flk*, Borstenfollikelkerne; *Bf*, Wand des Borstenfollikels mit längsfaserigem Protoplasma; *Pr.M*, protrahirende Muskeln; *Rt.M*, retrahirende Muskeln.

Fig. 2. Längsschnitt durch das proximale Ende eines alten Follikels, welchem die Bildungszelle fehlt. Umriss mit Zeichenapparat. Hämatoxylin und Eosin. Vergr. 305.

Fig. 3. Längsschnitt durch das proximale Ende eines Paares von Borstentaschen. Der Schnitt geht durch die Längsachse der rechten Ersatzborstentasche und schief durch die linke. Färbung mit Hämatoxylin und Eosin. Vergr. 610.

Fig. 4. Querschnitt durch ein Paar junger, nahe bei einander liegender Ersatzborstentaschen, welche von Bindegewebe umhüllt sind. Färbung mit Hämatoxylin und Eosin. Vergr. 610.

Fig. 5. Querschnitt durch ein Paar Ersatzborstentaschen. Der Schnitt geht durch die Mitte der oberen und durch die Bildungszelle der unteren. Färbung mit Boraxkarmin. *KP*, Körniges Protoplasma der Seitenzellen; *LP*, radiär gestreiftes Protoplasma der Hülle dieser Zellen; *HK*, Kerne dieser Hülle. Vergr. 1160.

Fig. 6. Längsschnitt durch eine junge Ersatzborstentasche. Färbung mit Hämatoxylin und Eosin. Zeichenapparat. Vergr. 610.

HK, die Kerne der Hülle; *Sz.K 1—3*, die Kerne der drei Seitenzellen; *Bzk*, Bildungszellkern; *Sp*, spindelförmige Plasmadifferenzierung; *R*, Raum um die Borste.

Fig. 7 *a—c*. Serie von drei Querschnitten durch einen ausgebildeten Borstenfollikel.

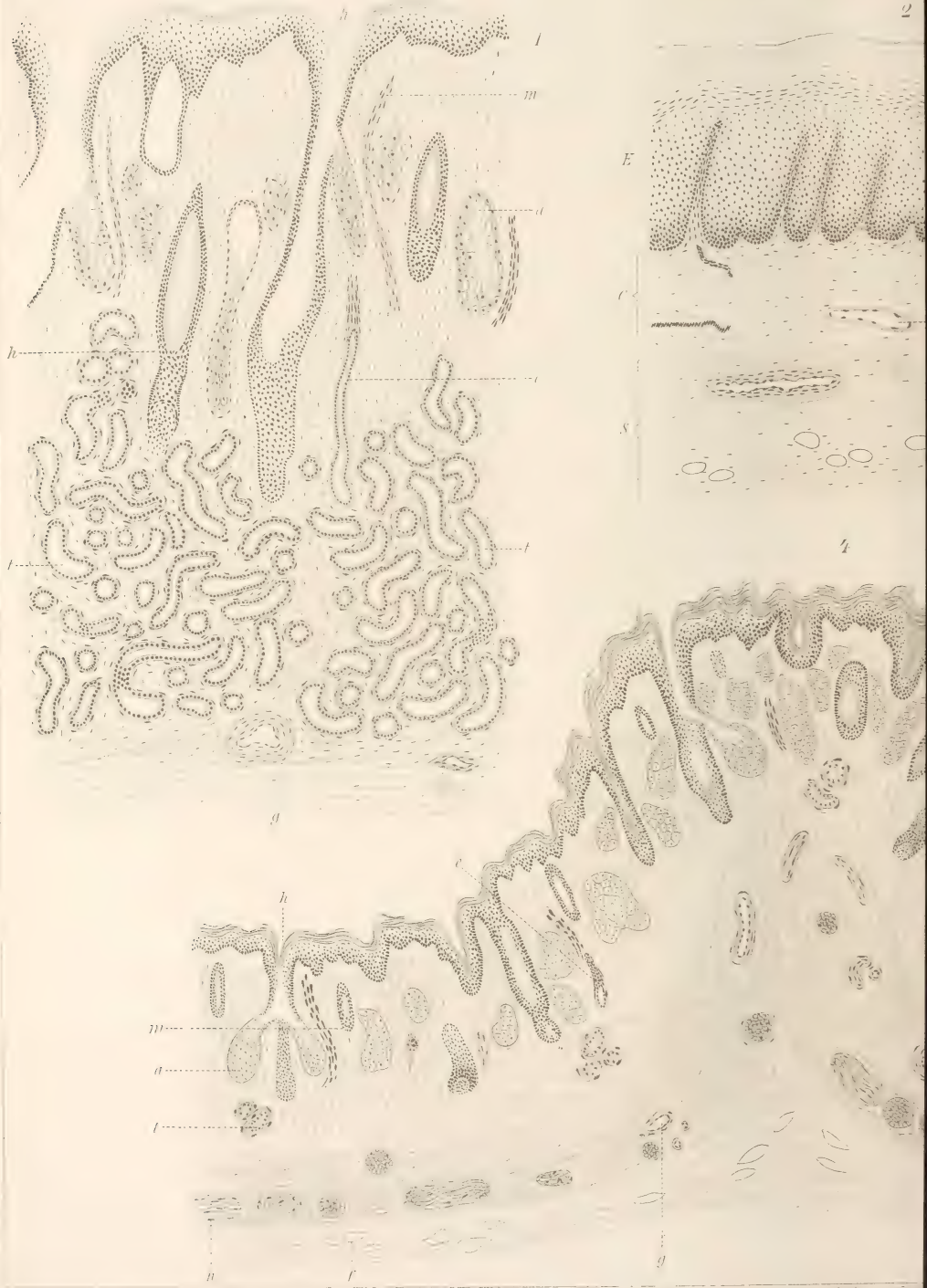
7*a*. Schnitt in der Höhe der Epidermis. Vergr. 610.

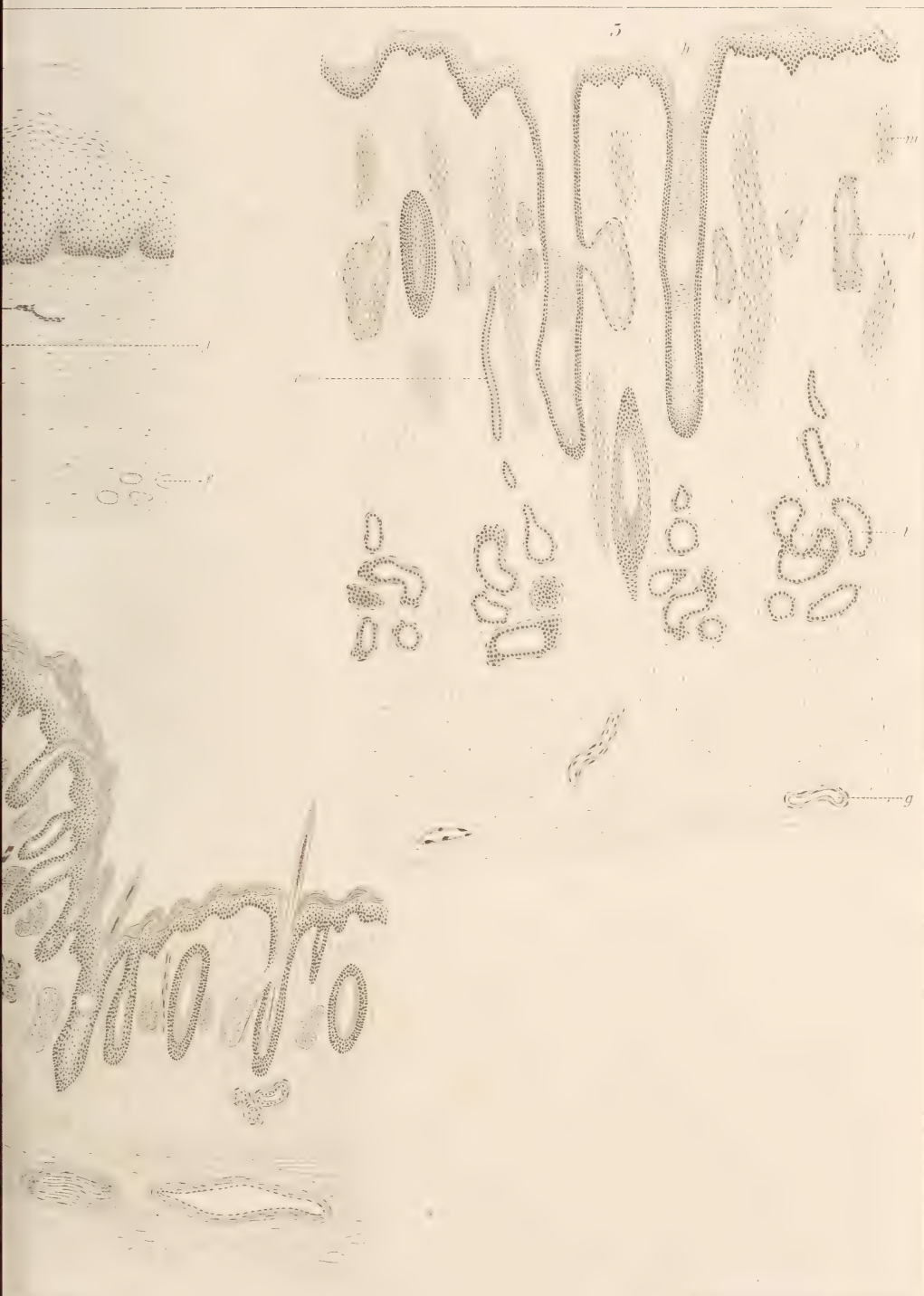
7*b*. Schnitt in der Höhe der Ringmuskulatur, da, wo der eigentliche Borstenfollikel anfängt. Vergr. 610.

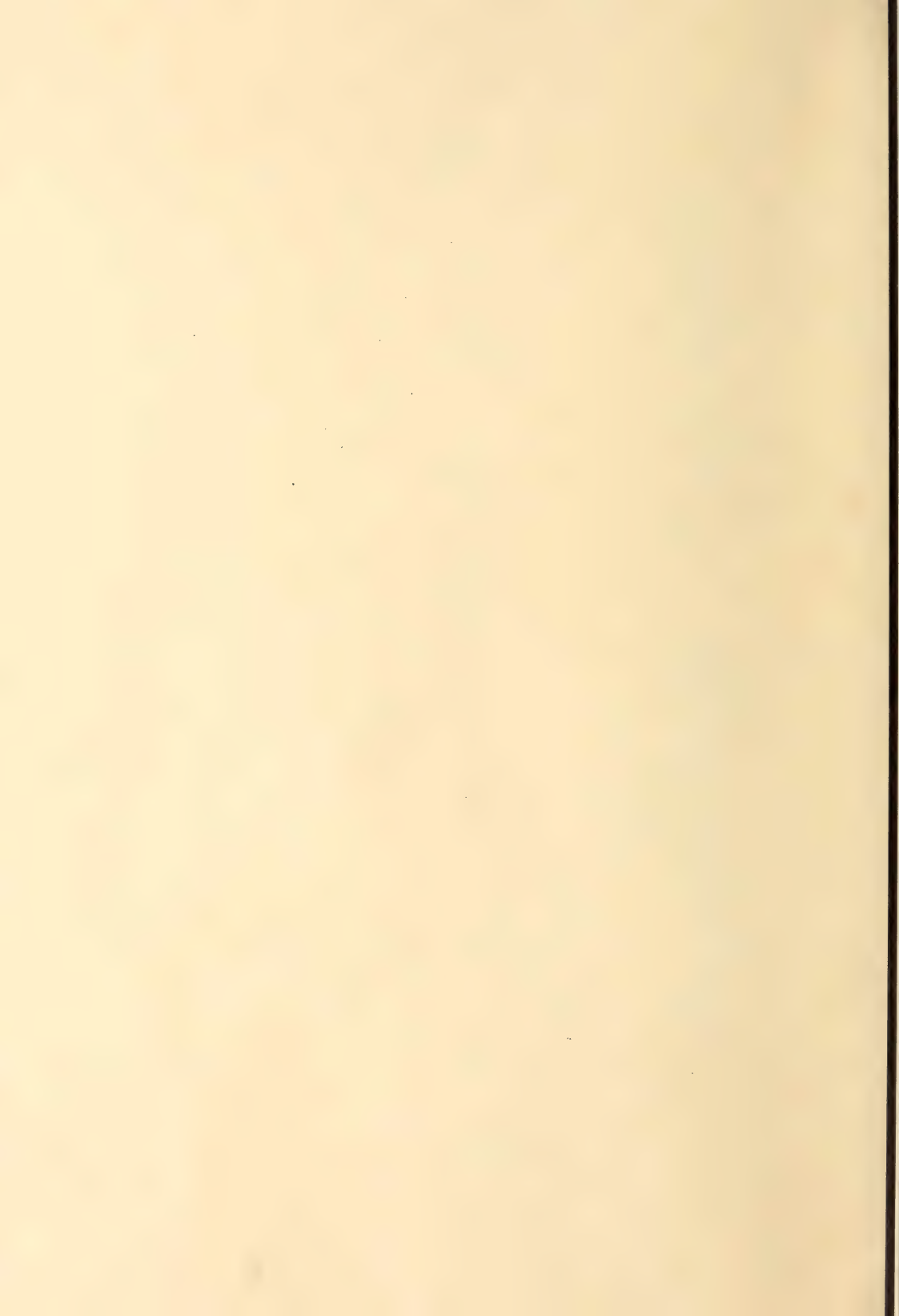
7*c*. Schnitt durch den Grund des Follikels. Eine Borste ist quer, die andere schief getroffen. Vergr. 305.

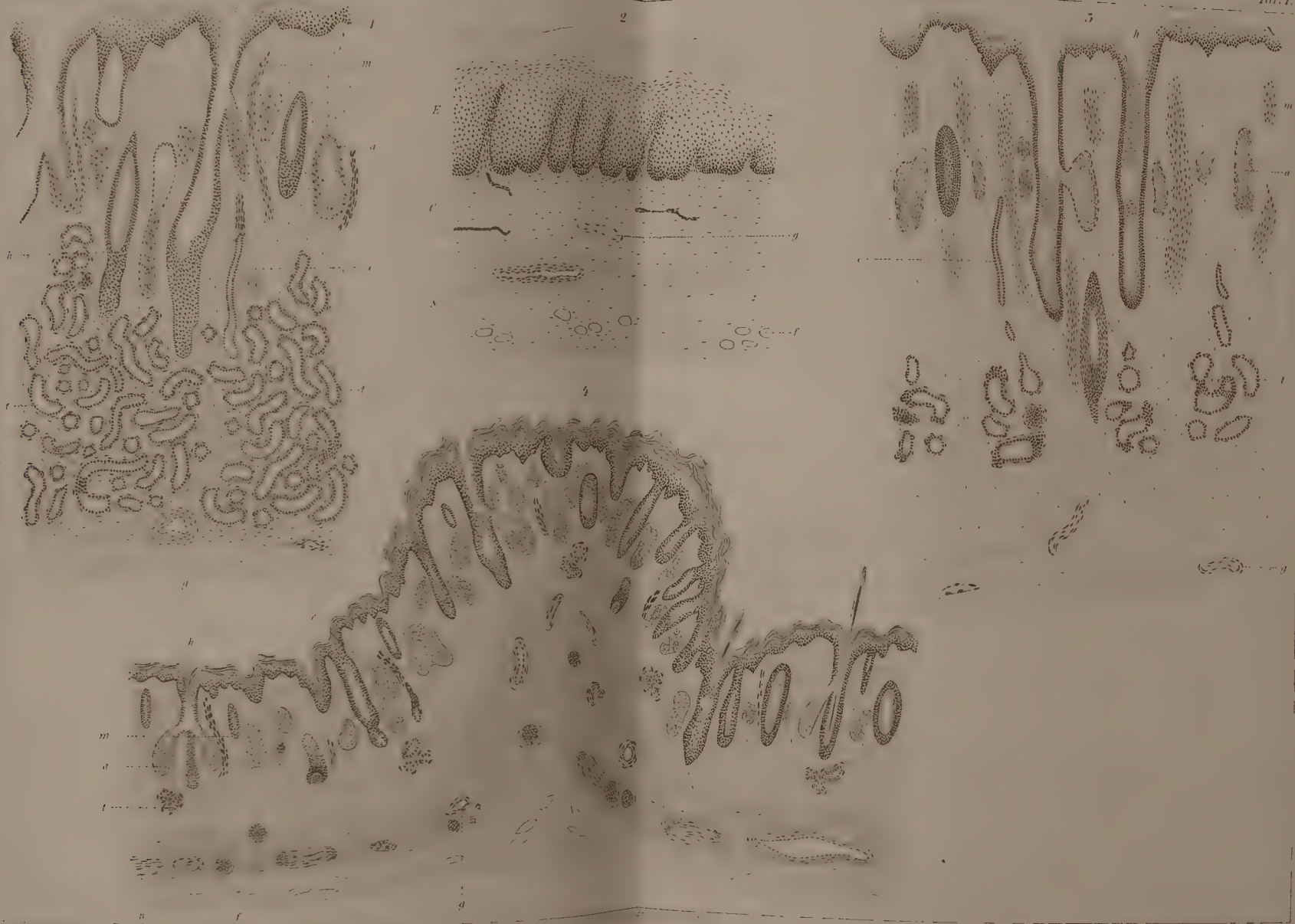
Färbung mit Hämatoxylin und Eosin. Zeichenapparat. *BM*, Muskulatur der Borstentasche (*Bf*).





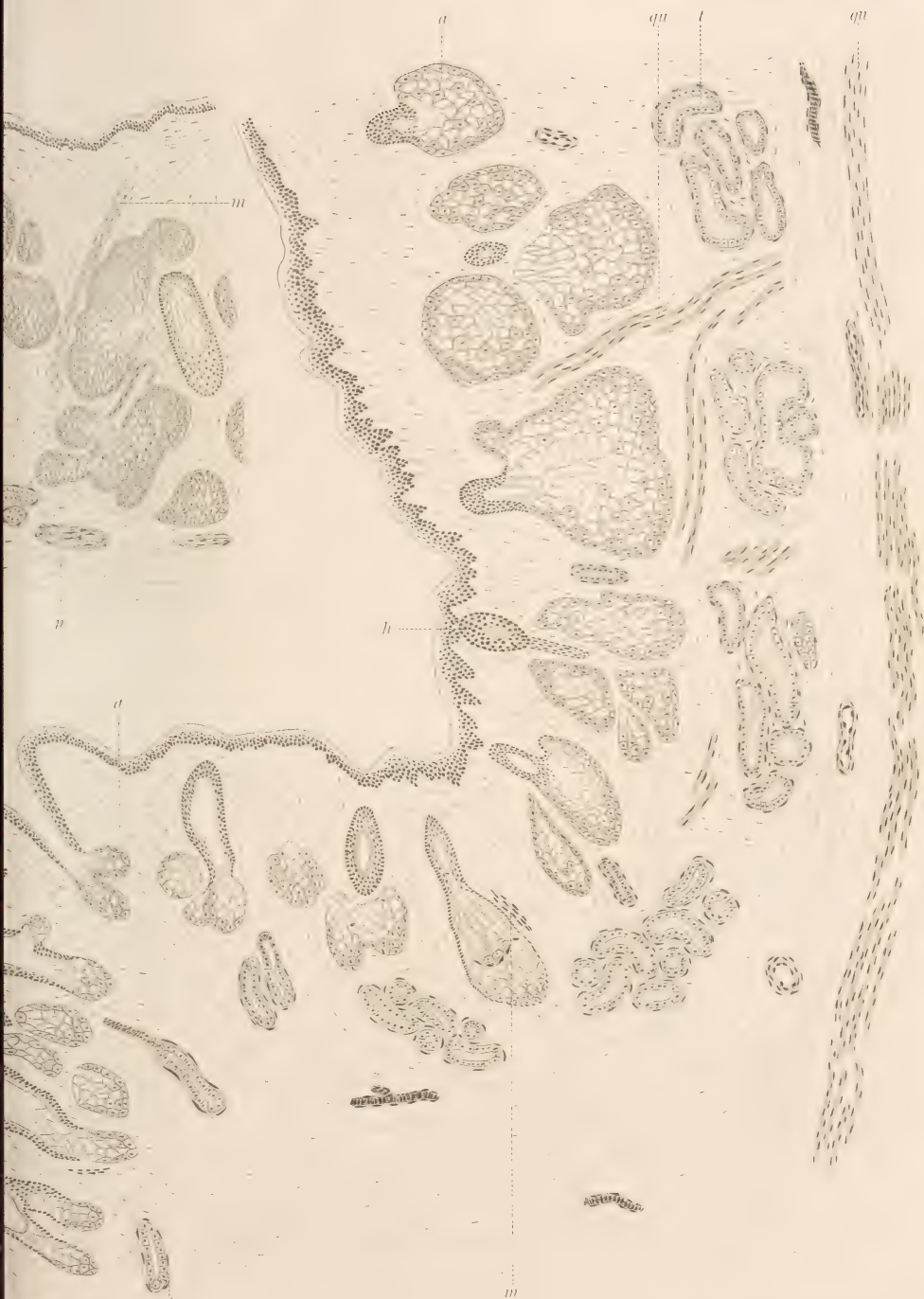


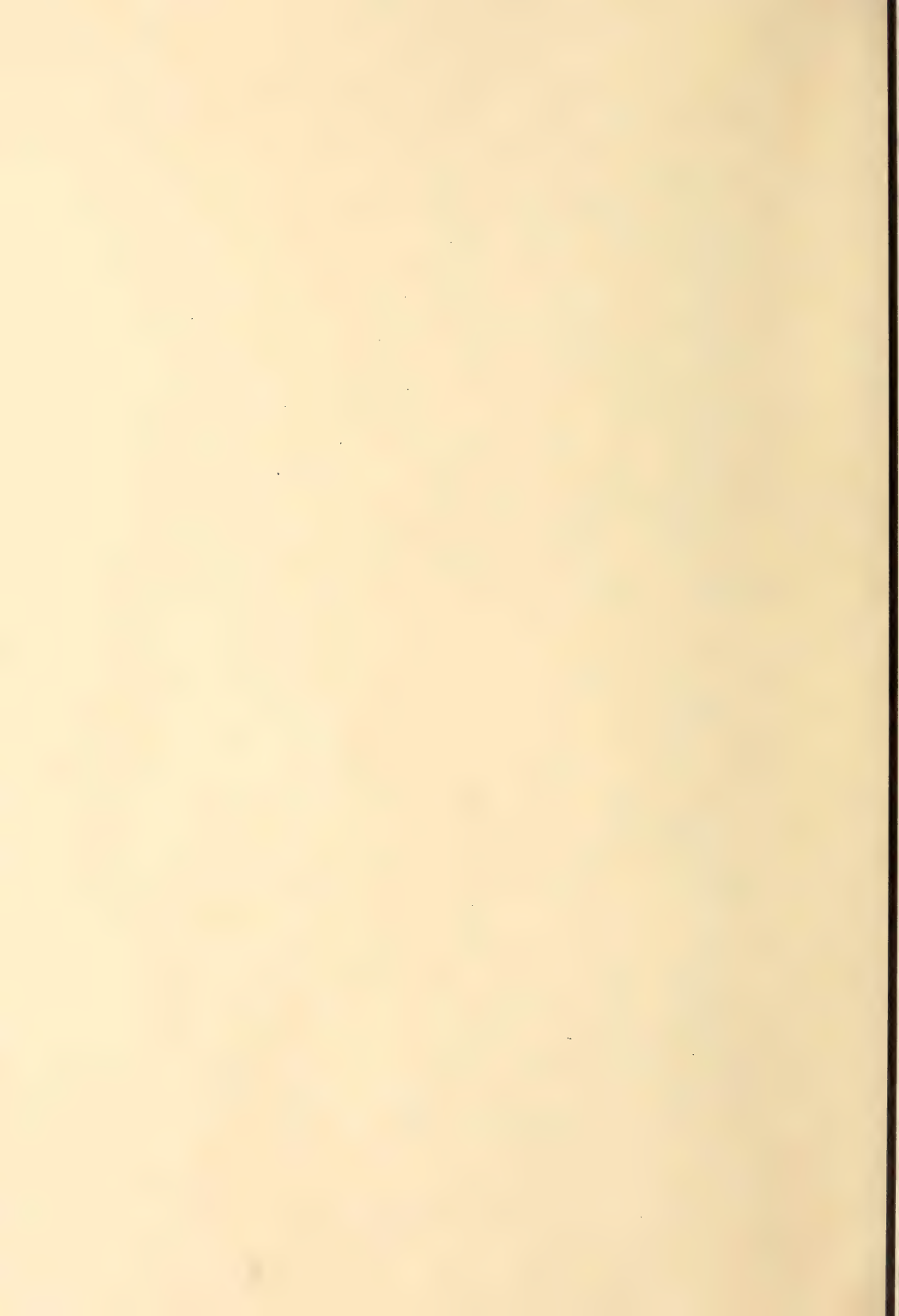








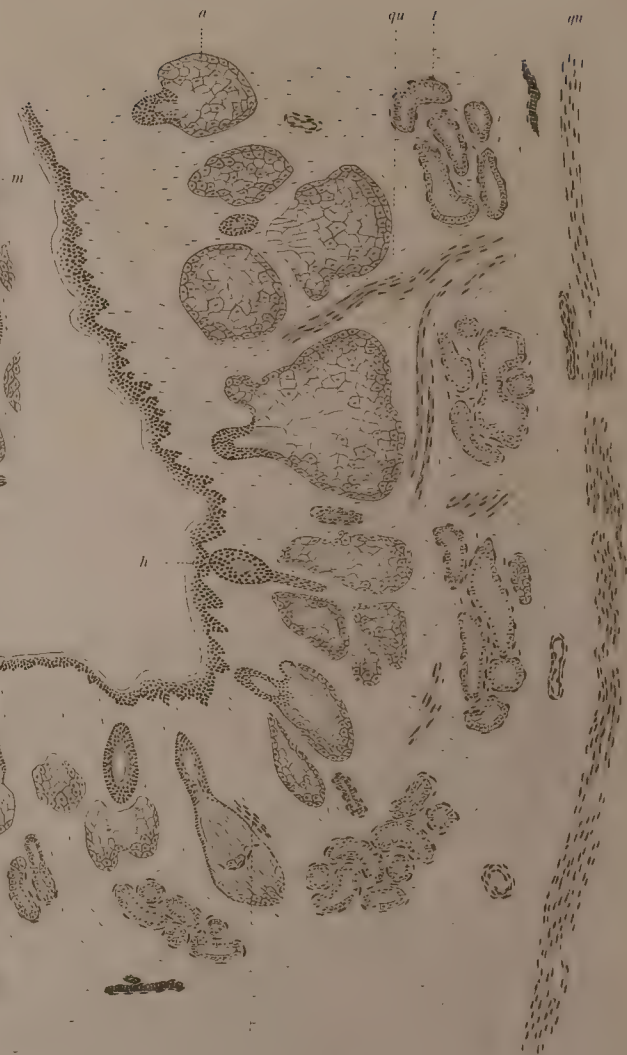




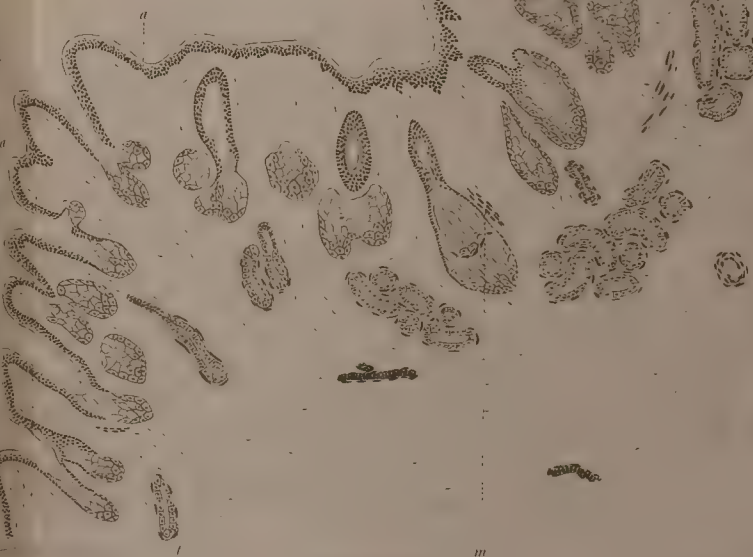
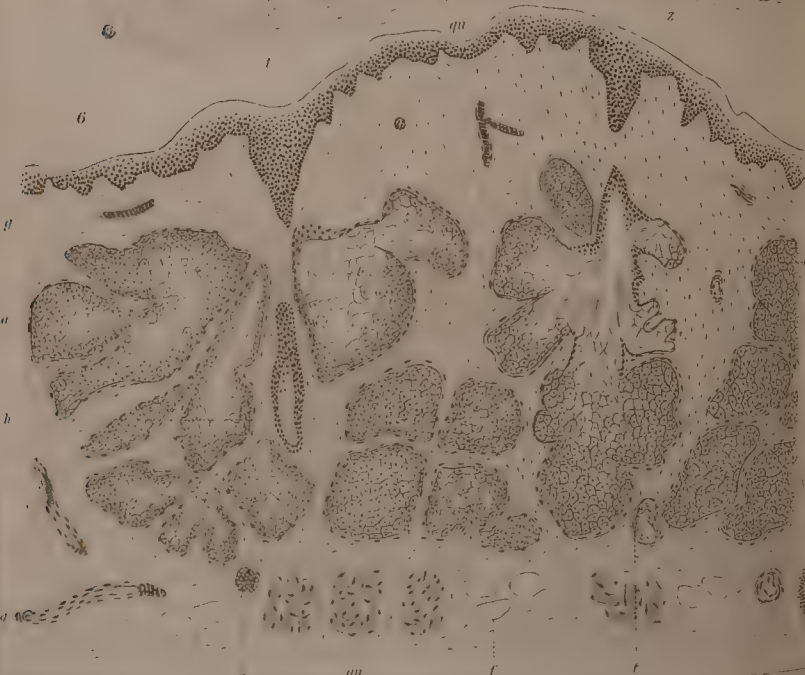
5



7



6



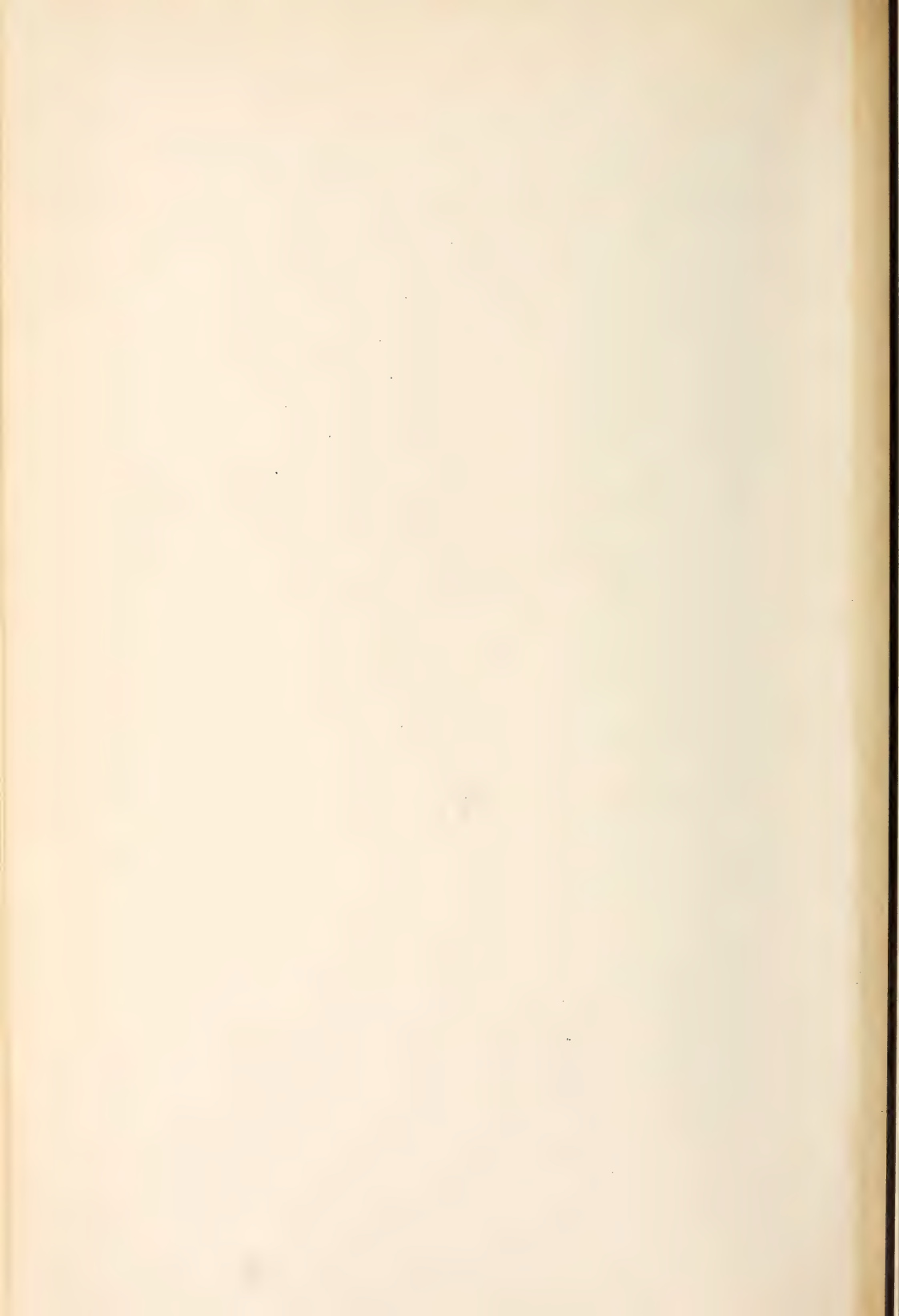


Fig. 8.

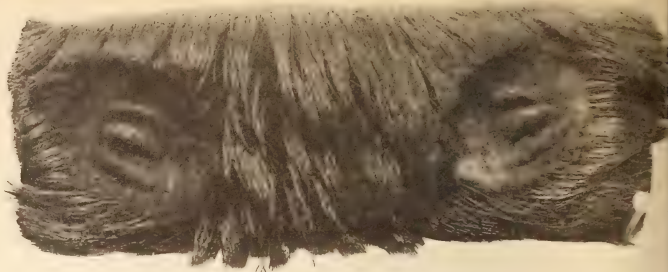


Fig. 12.

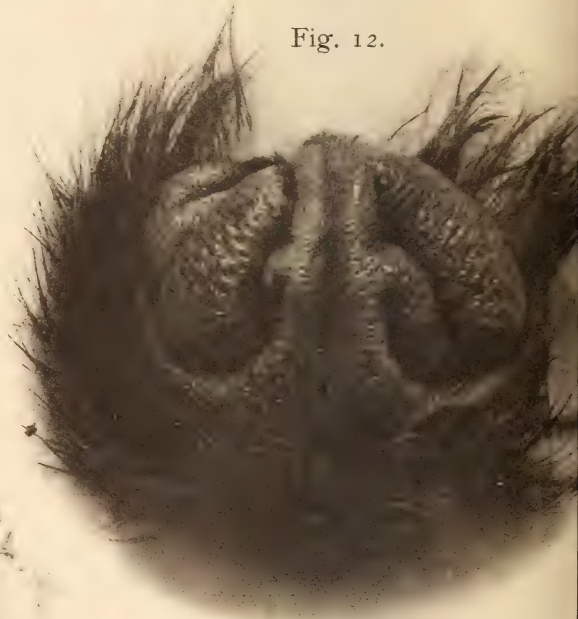


Fig. 9.



g. 10.

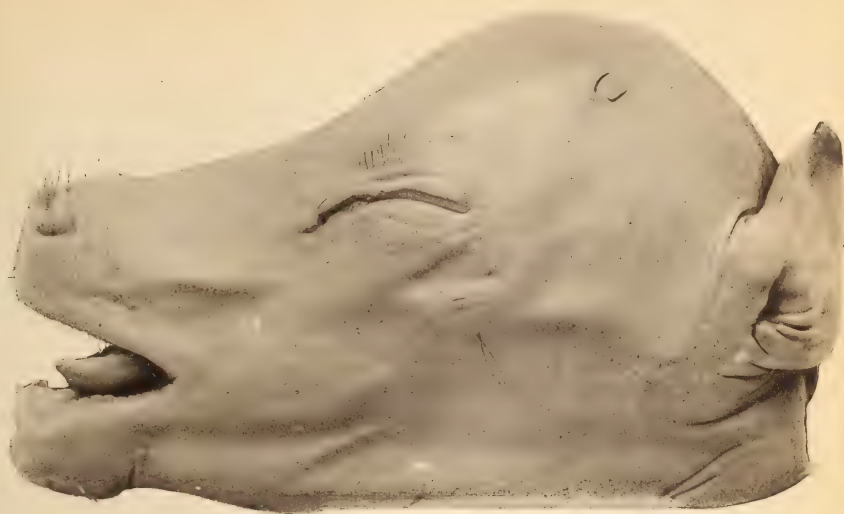


Fig. 11.



Fig. 15.



Fig. 14.

g. 13.

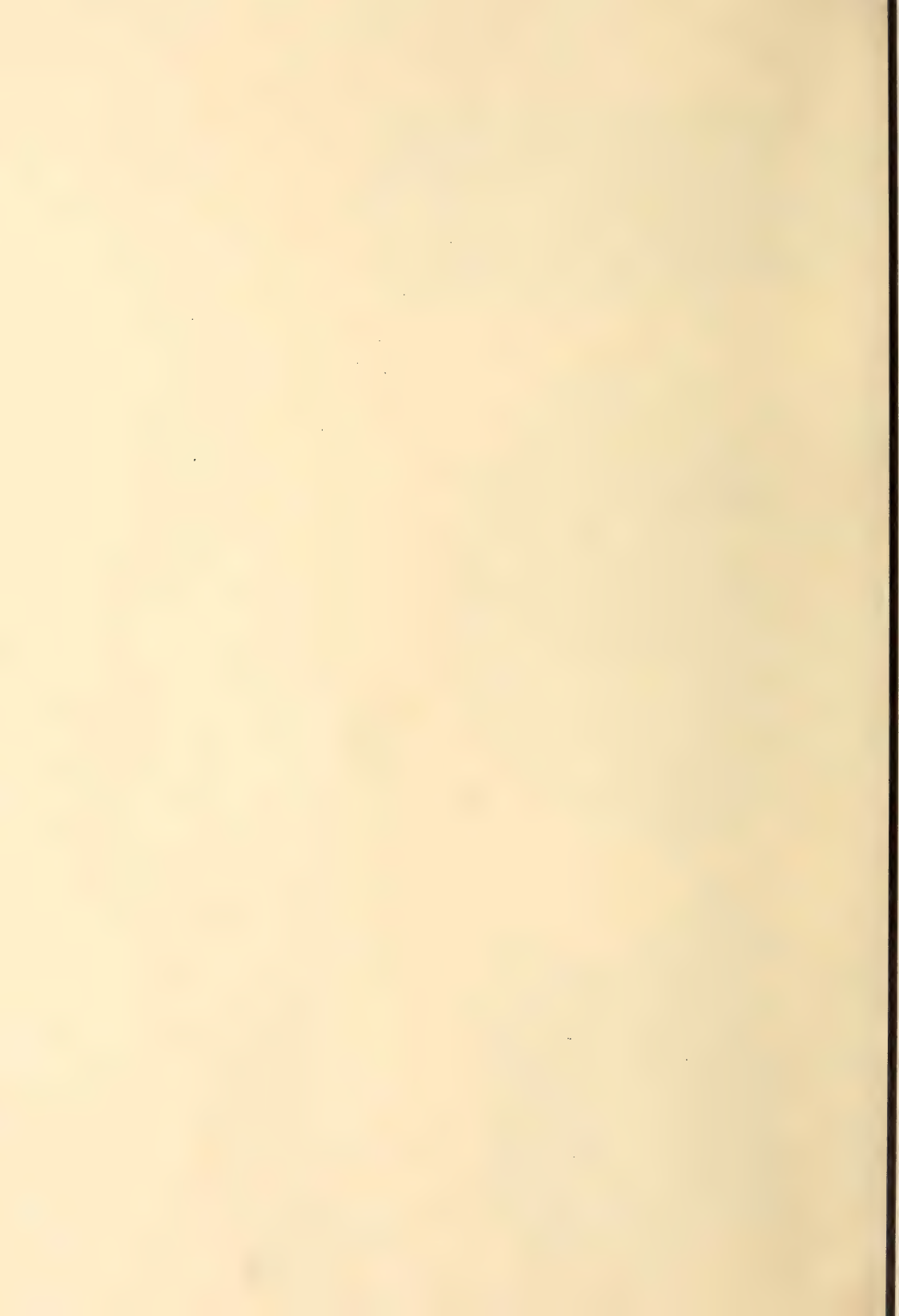


Fig. 8.



Fig. 10.

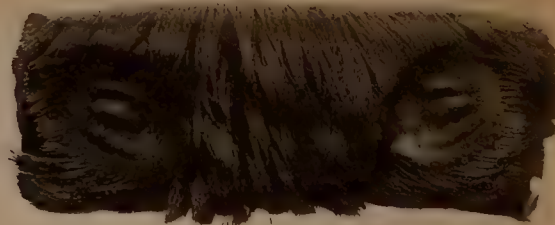


Fig. 12.



Fig. 11.



Fig. 15.



Fig. 9.

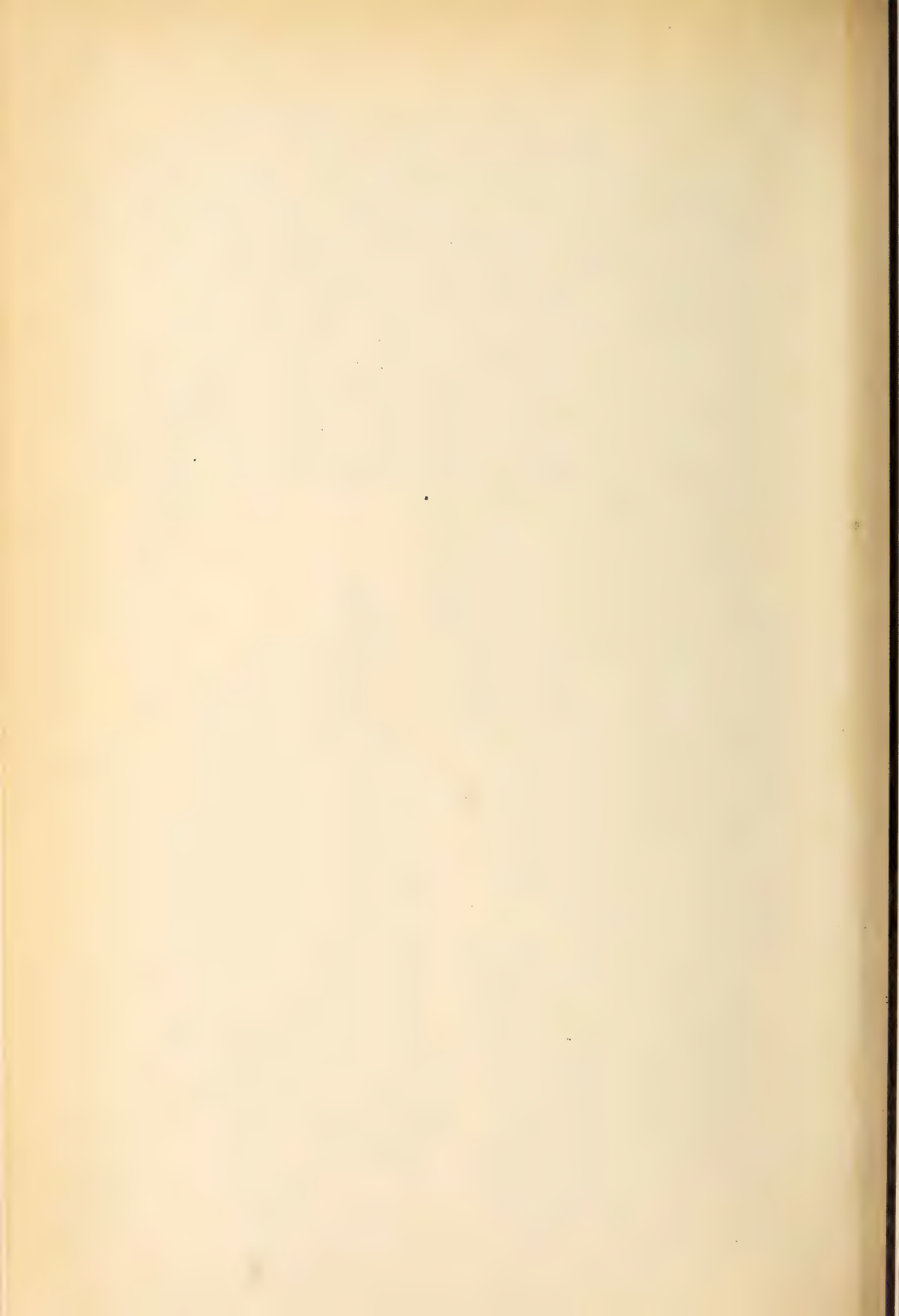


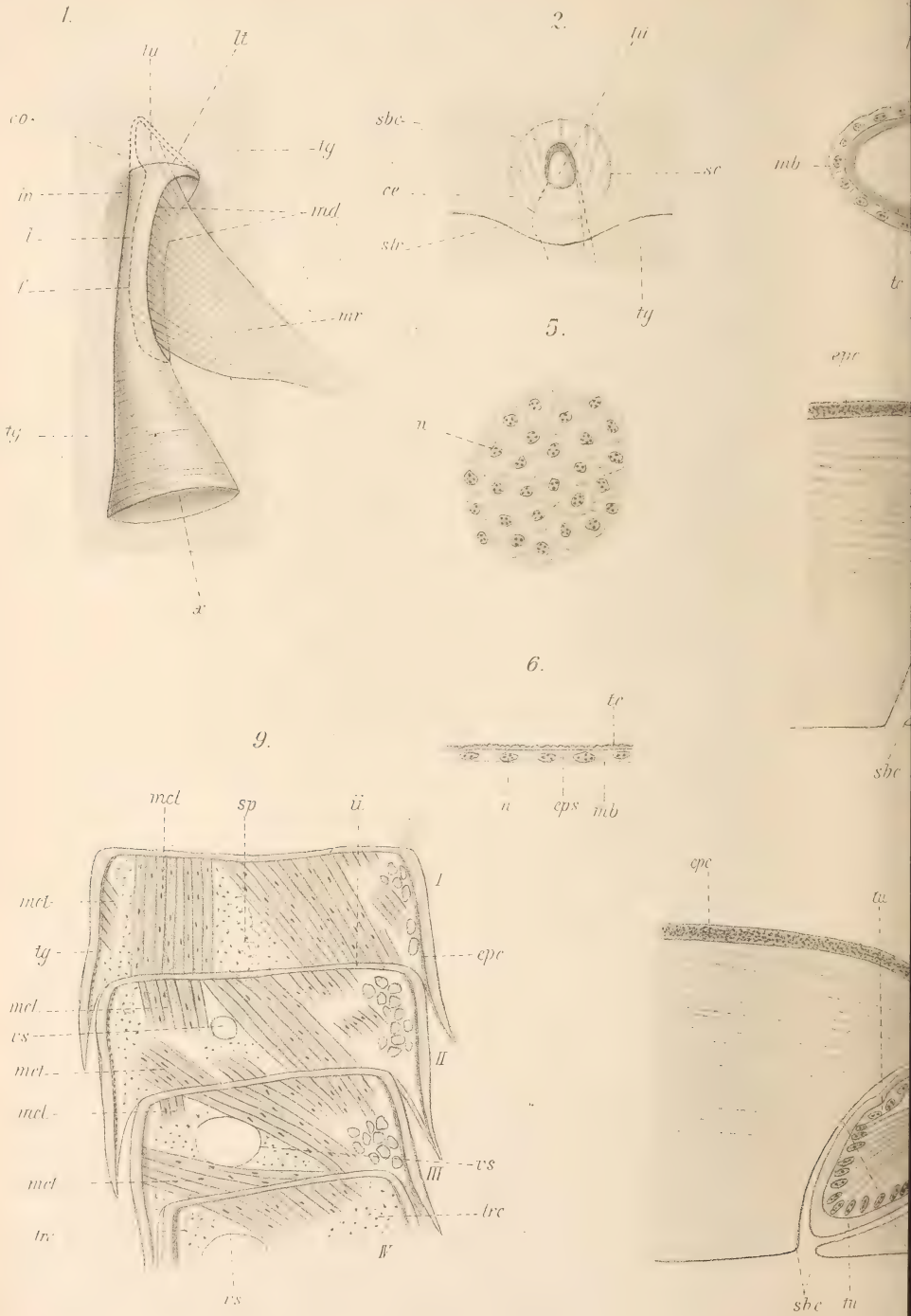
Fig. 13.

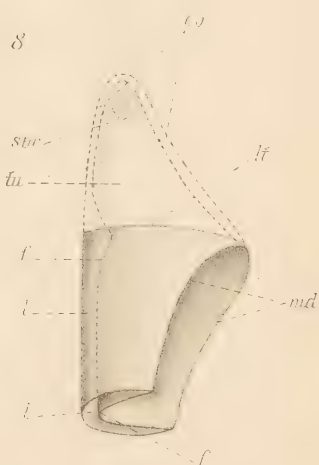
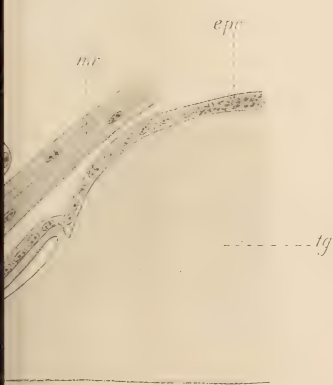
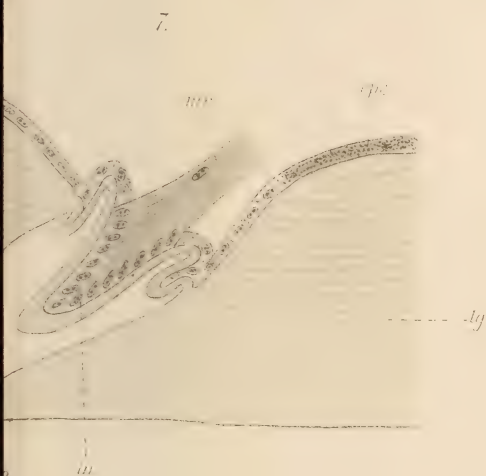


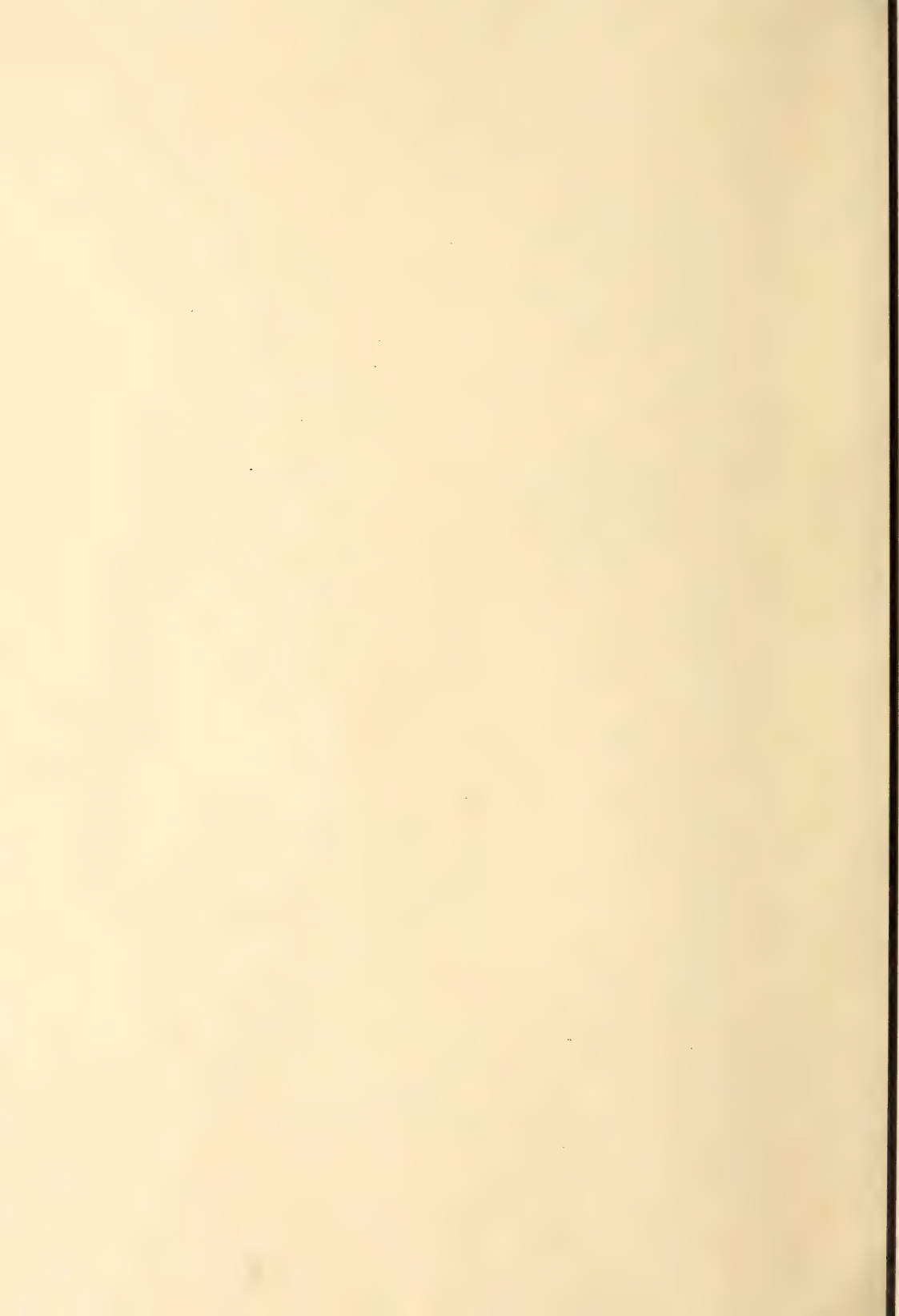
Fig. 14.

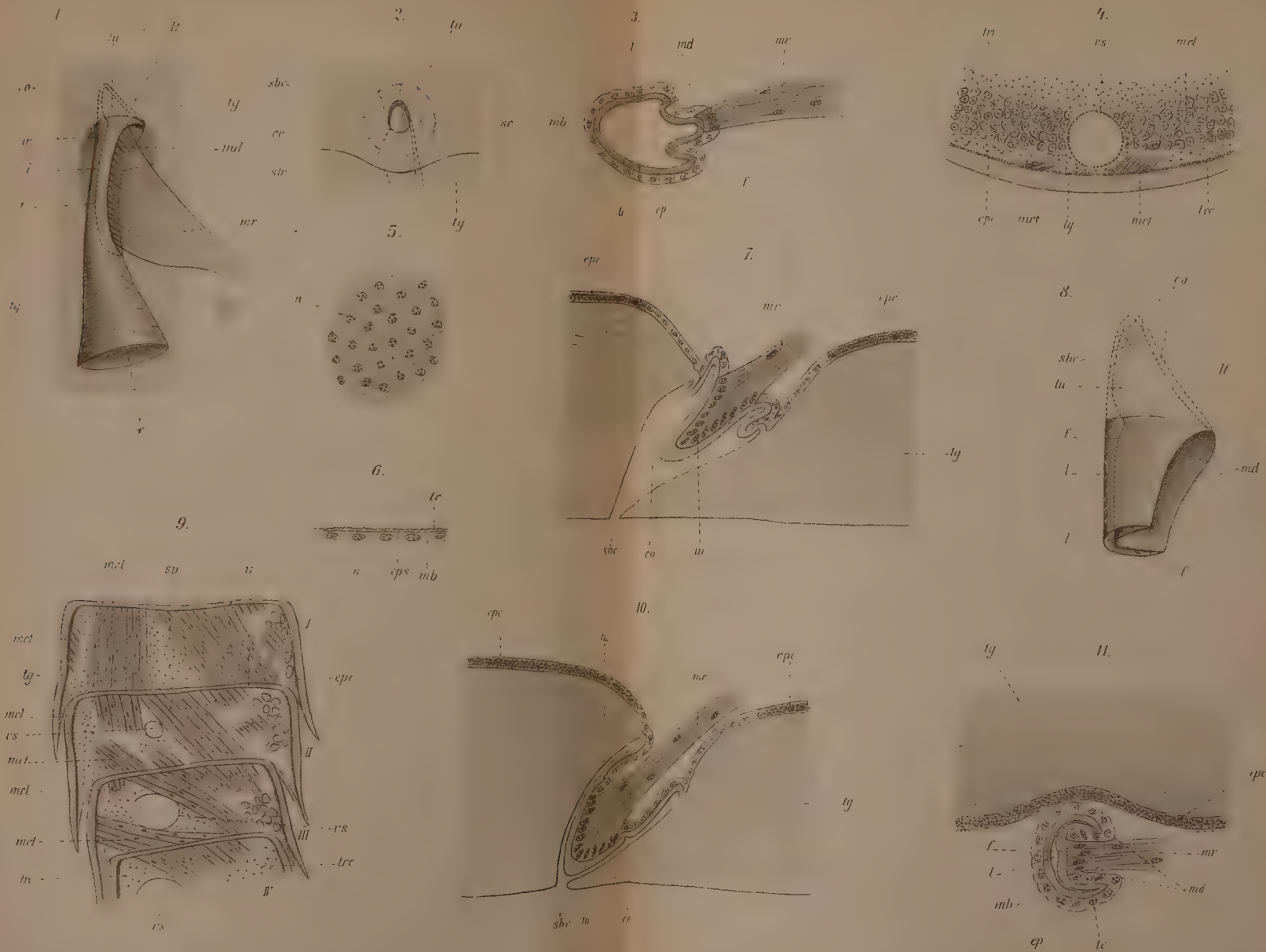




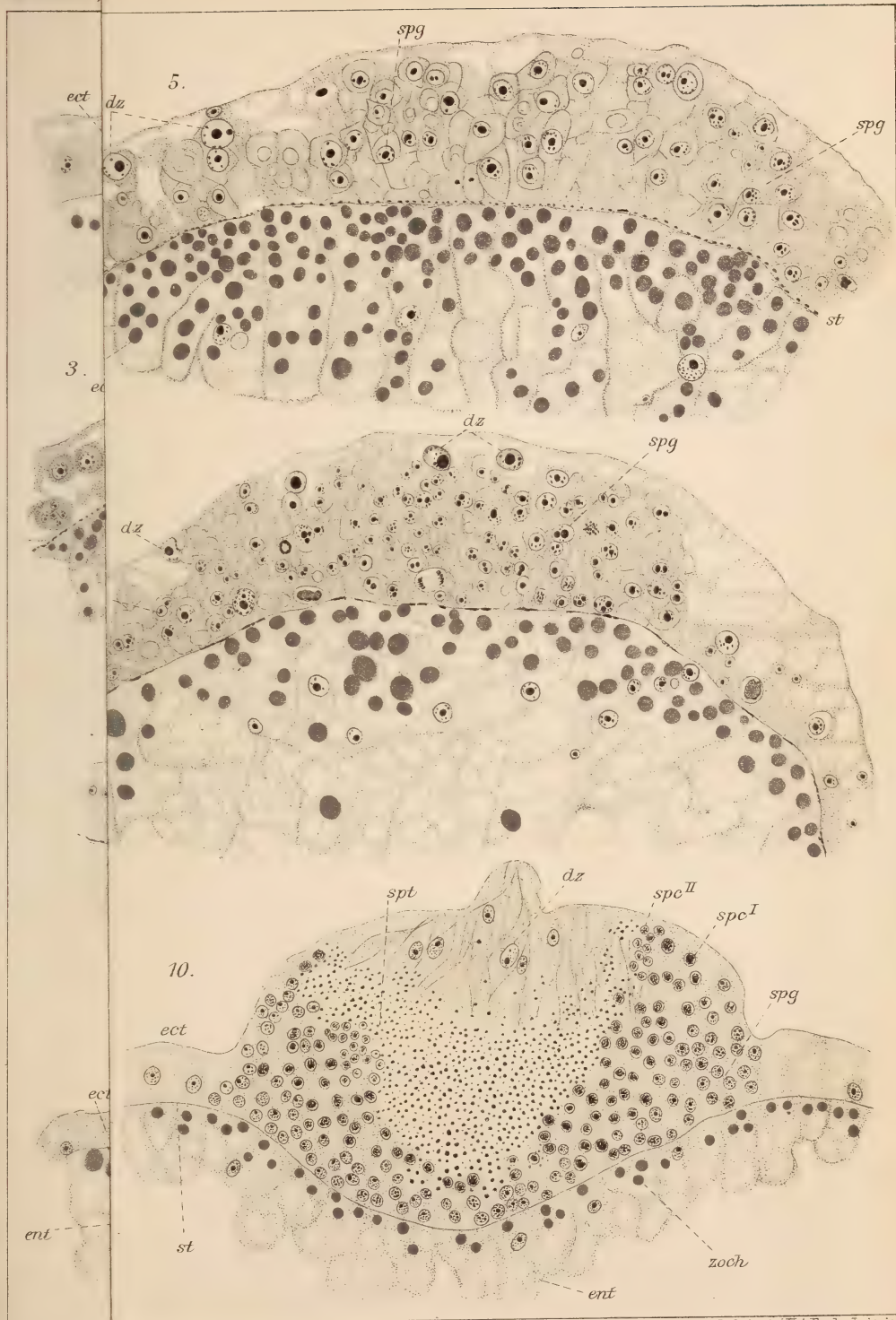


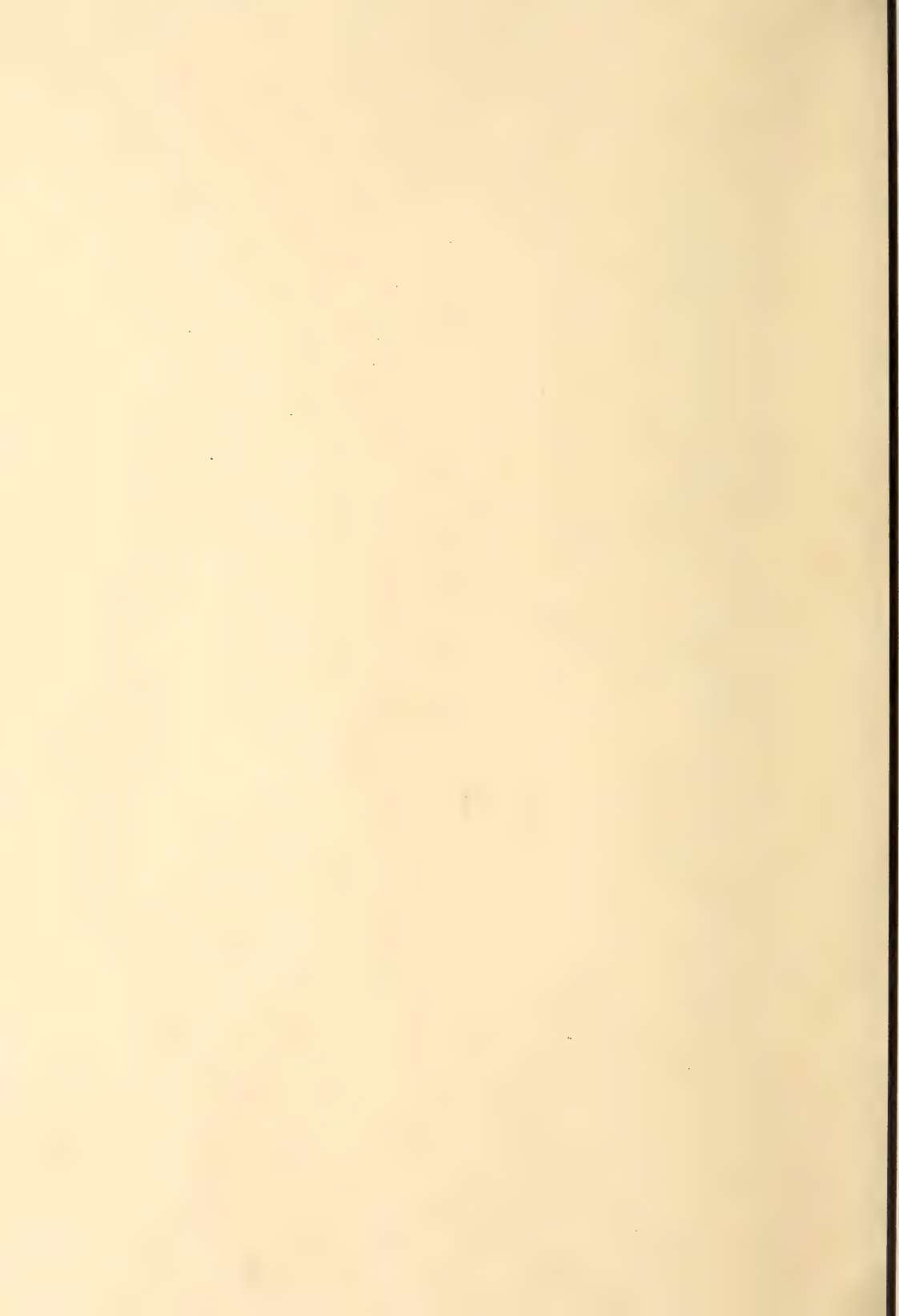


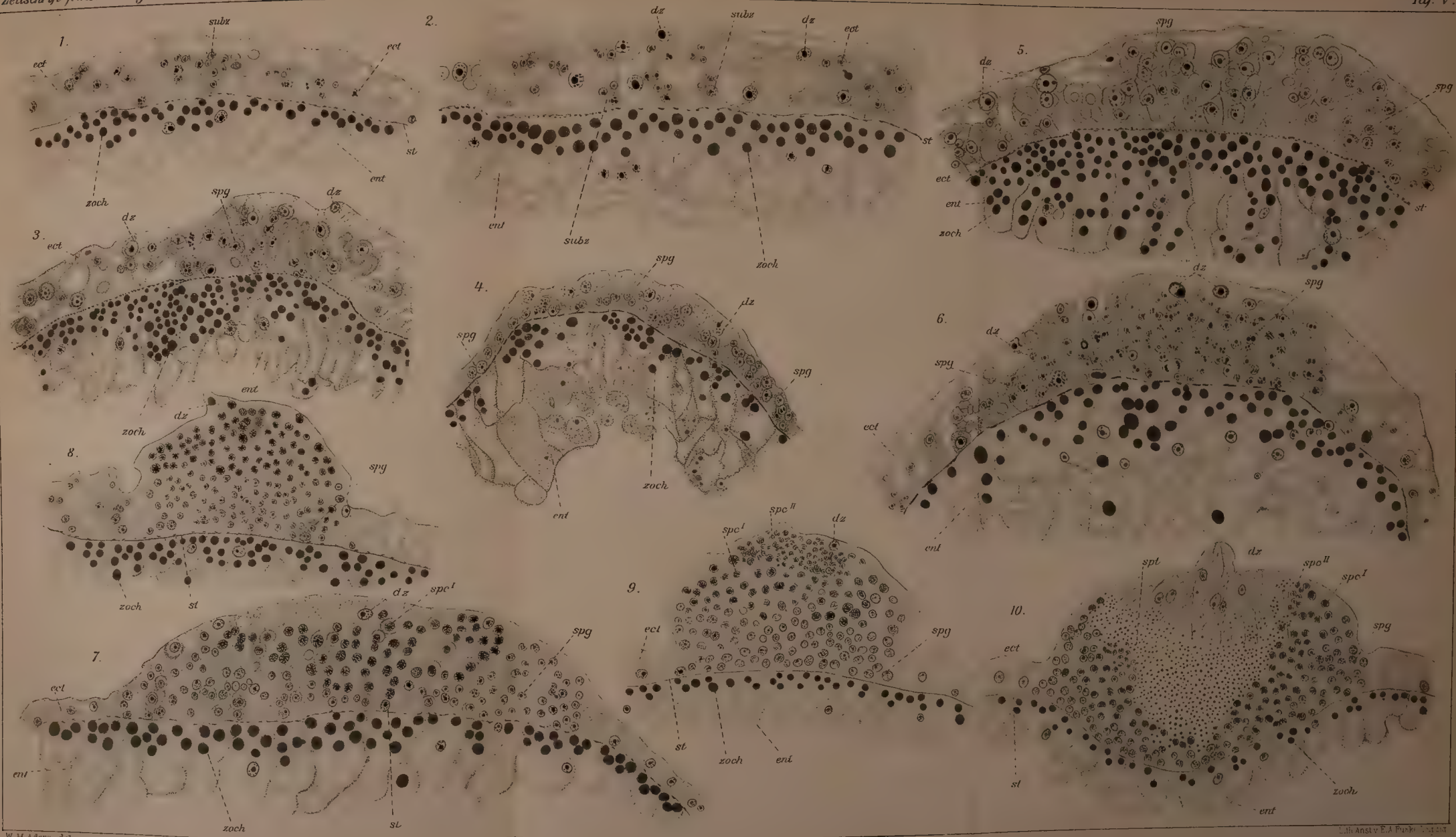




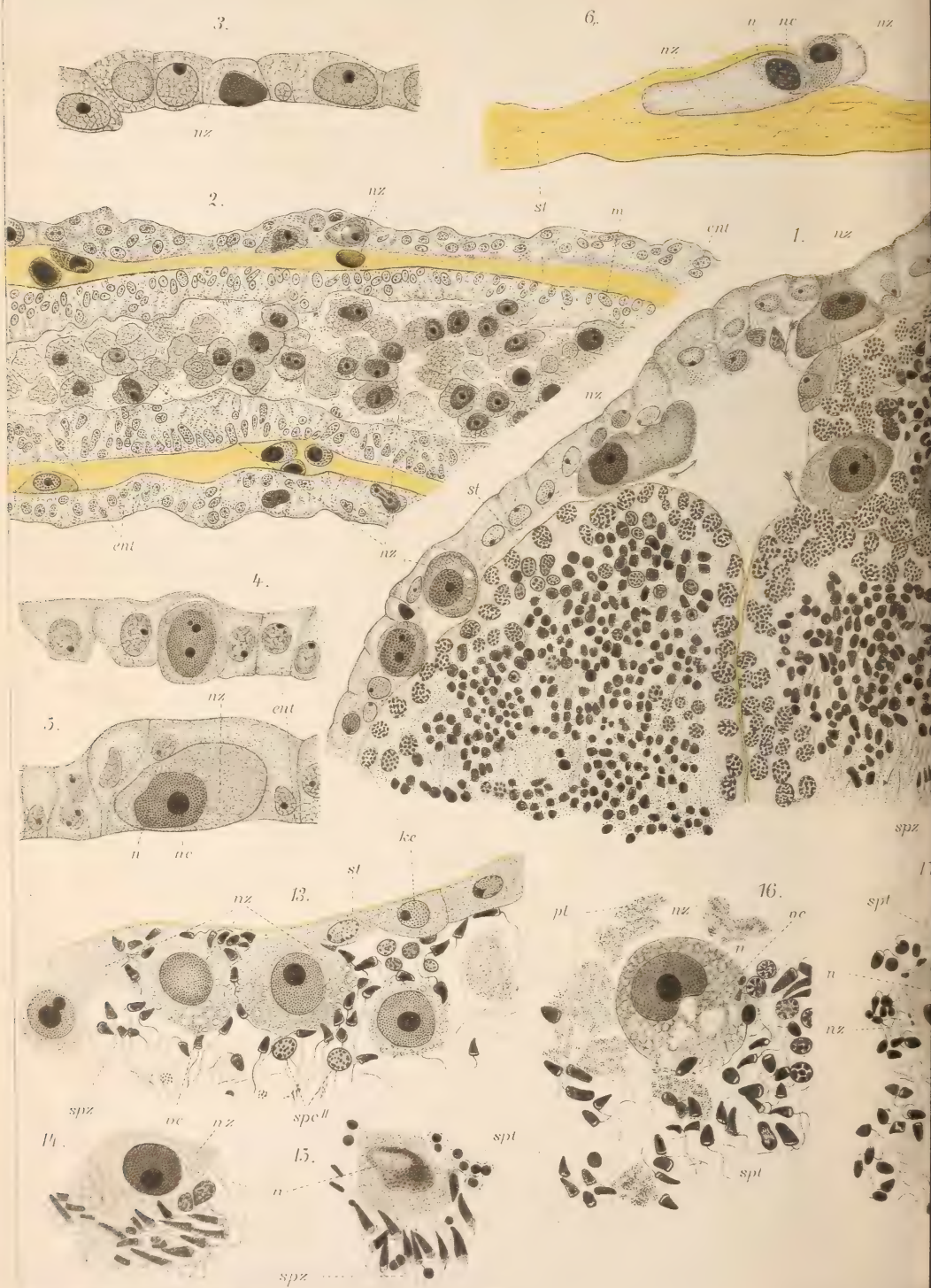


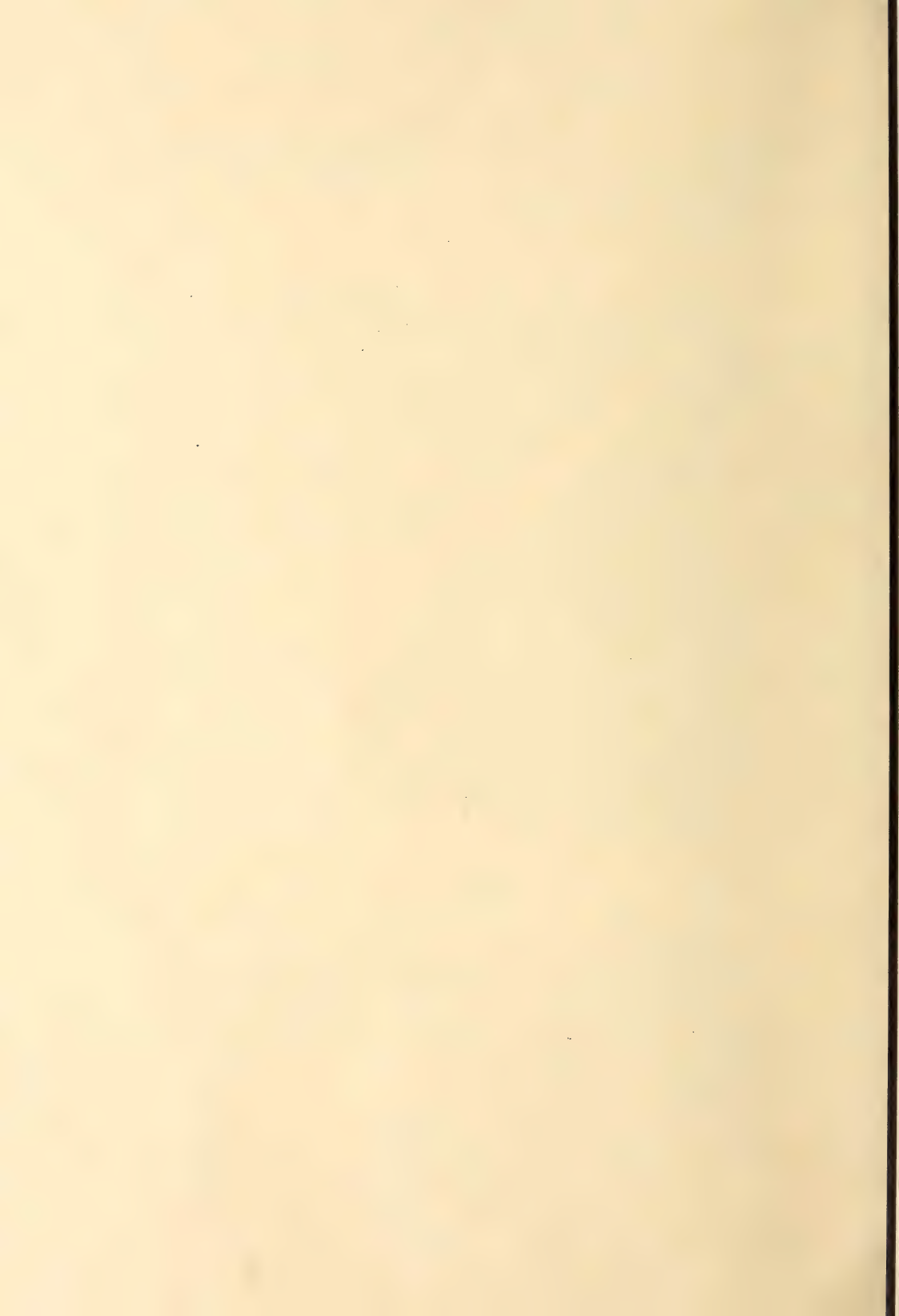


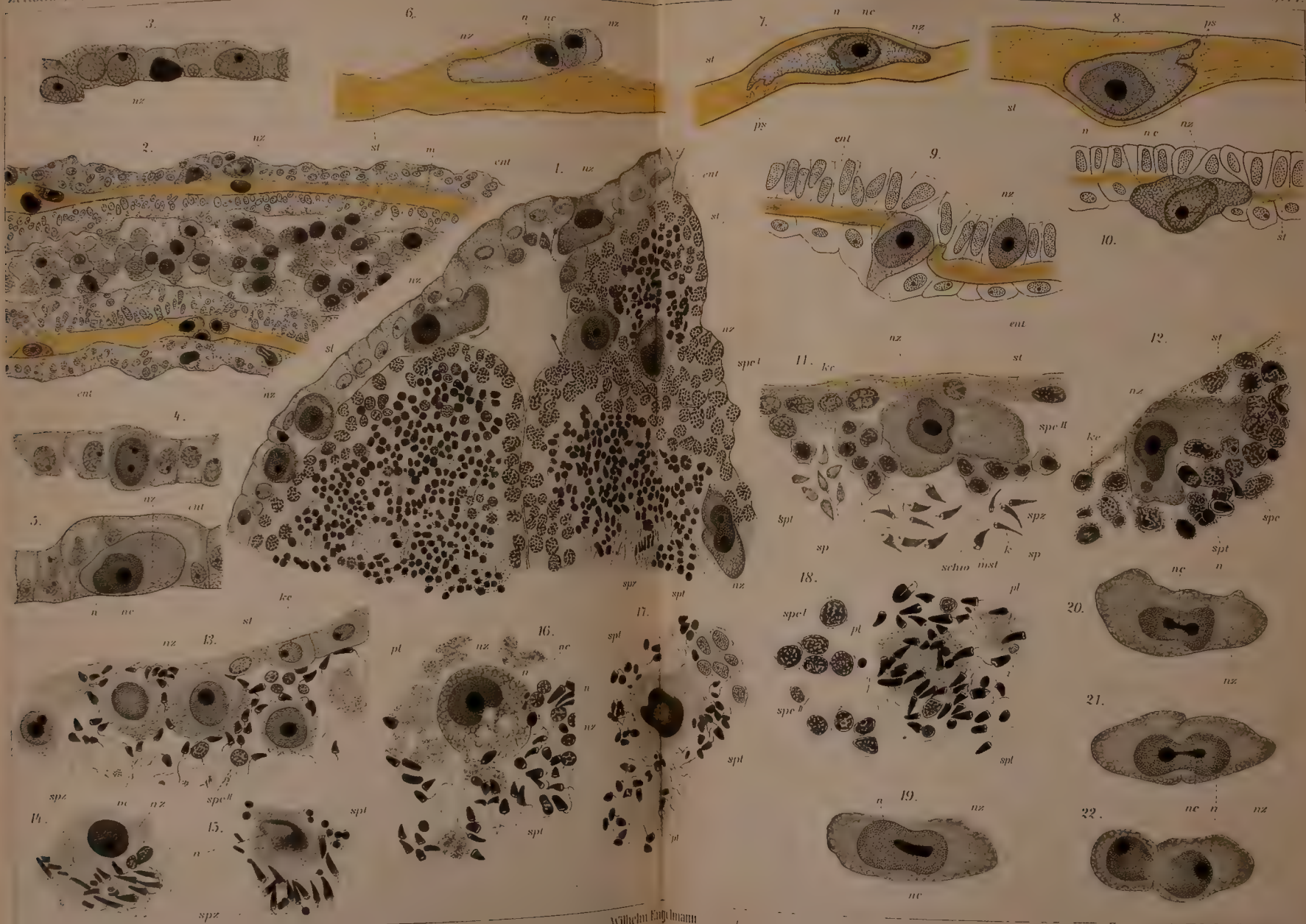






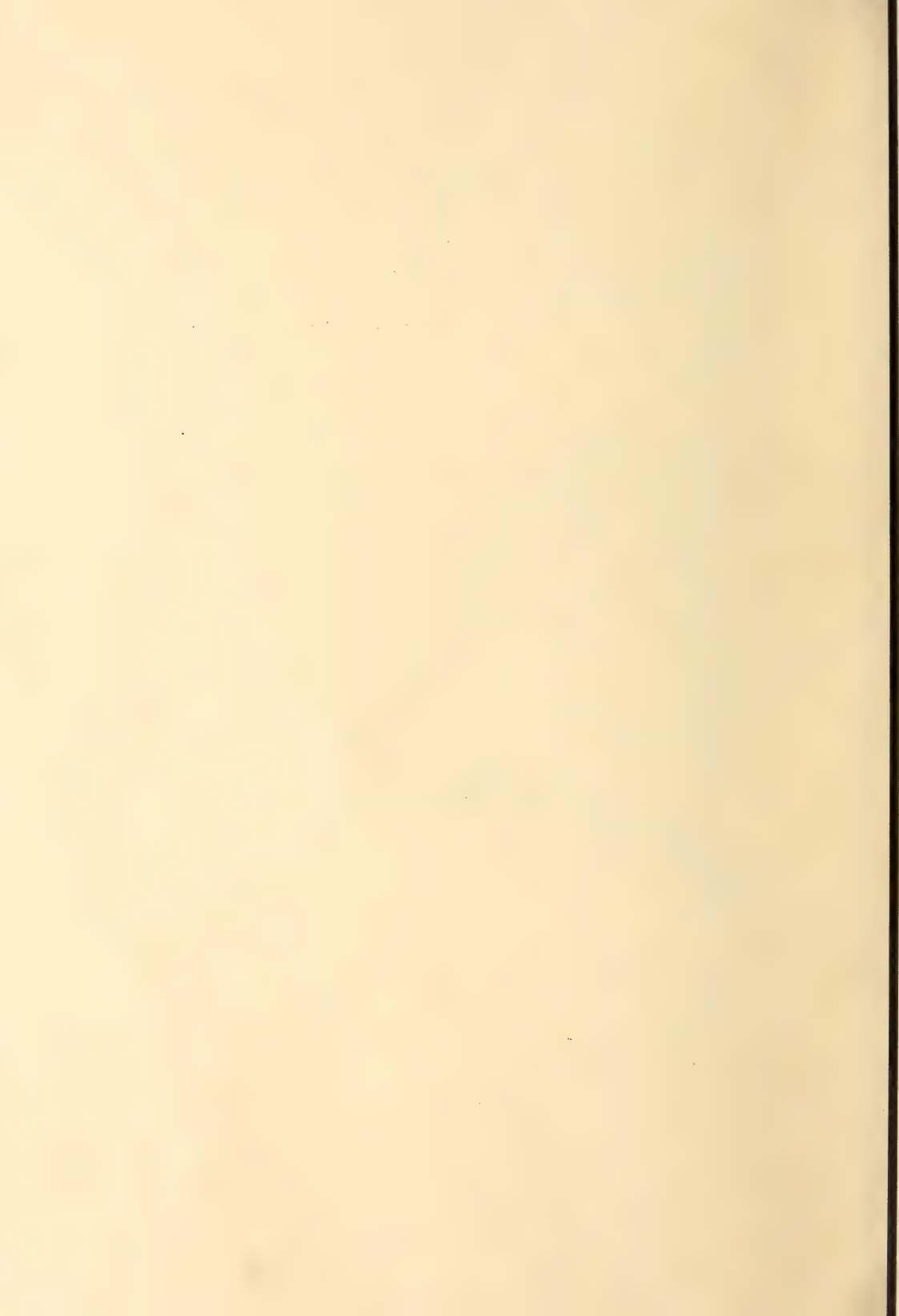


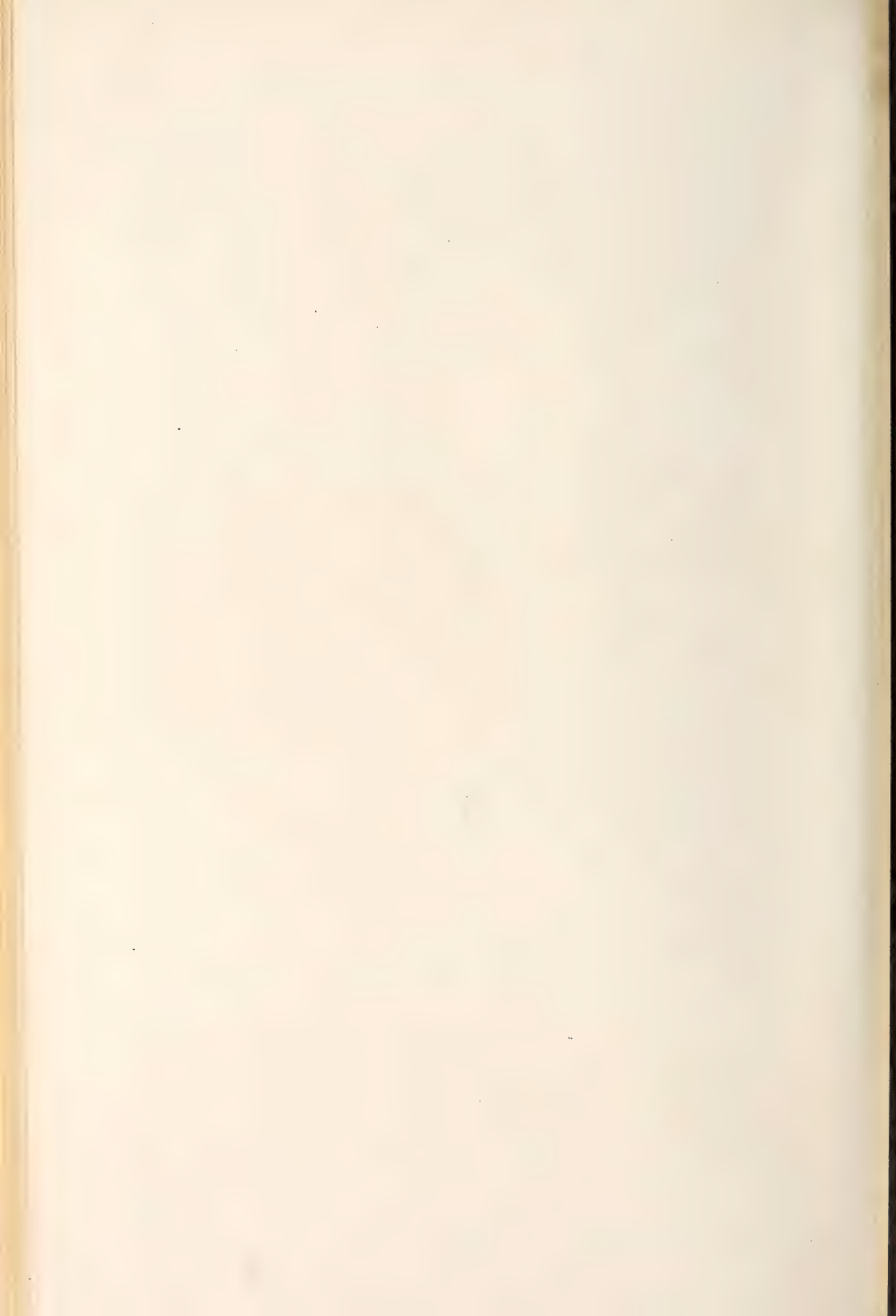


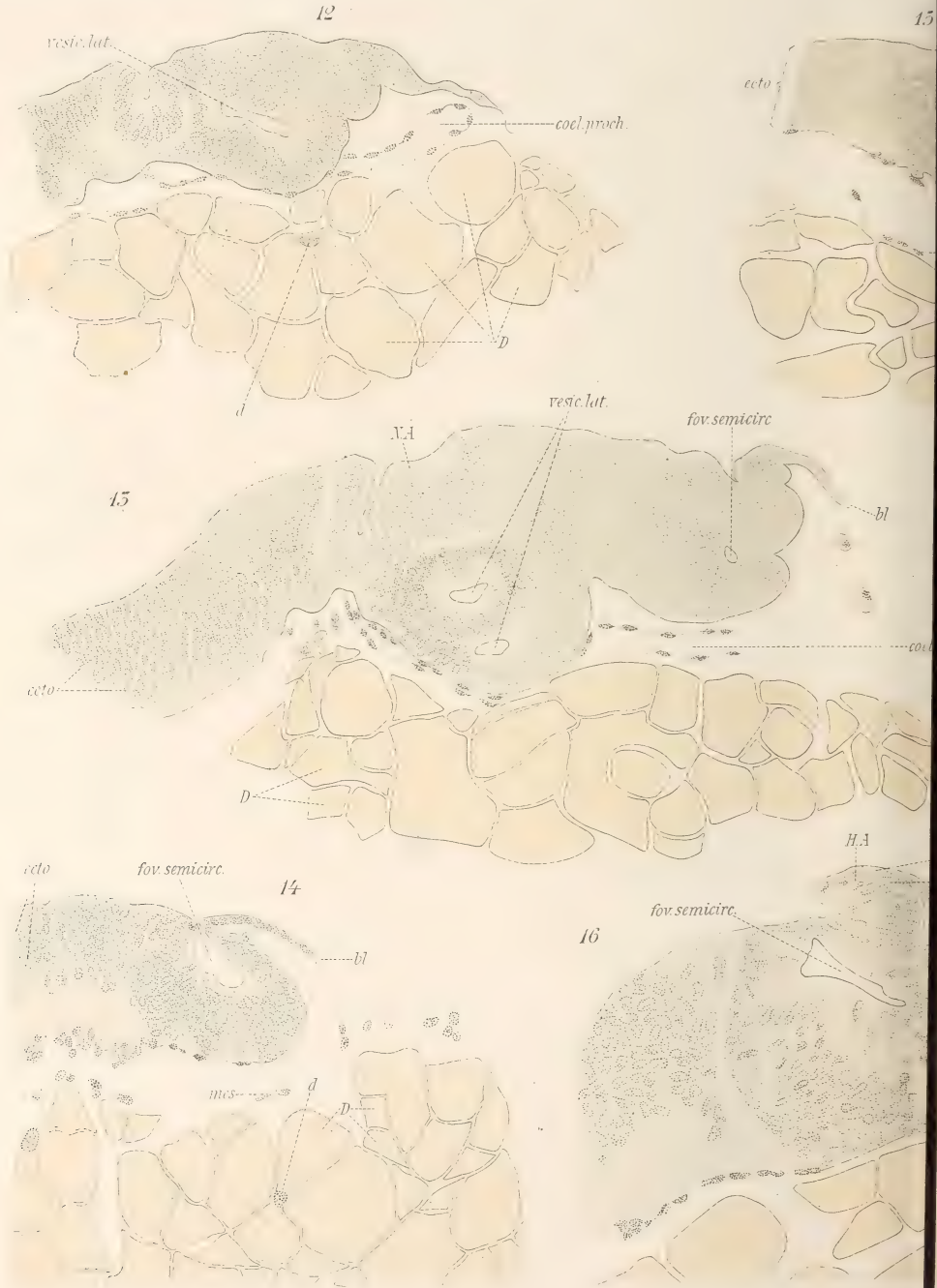


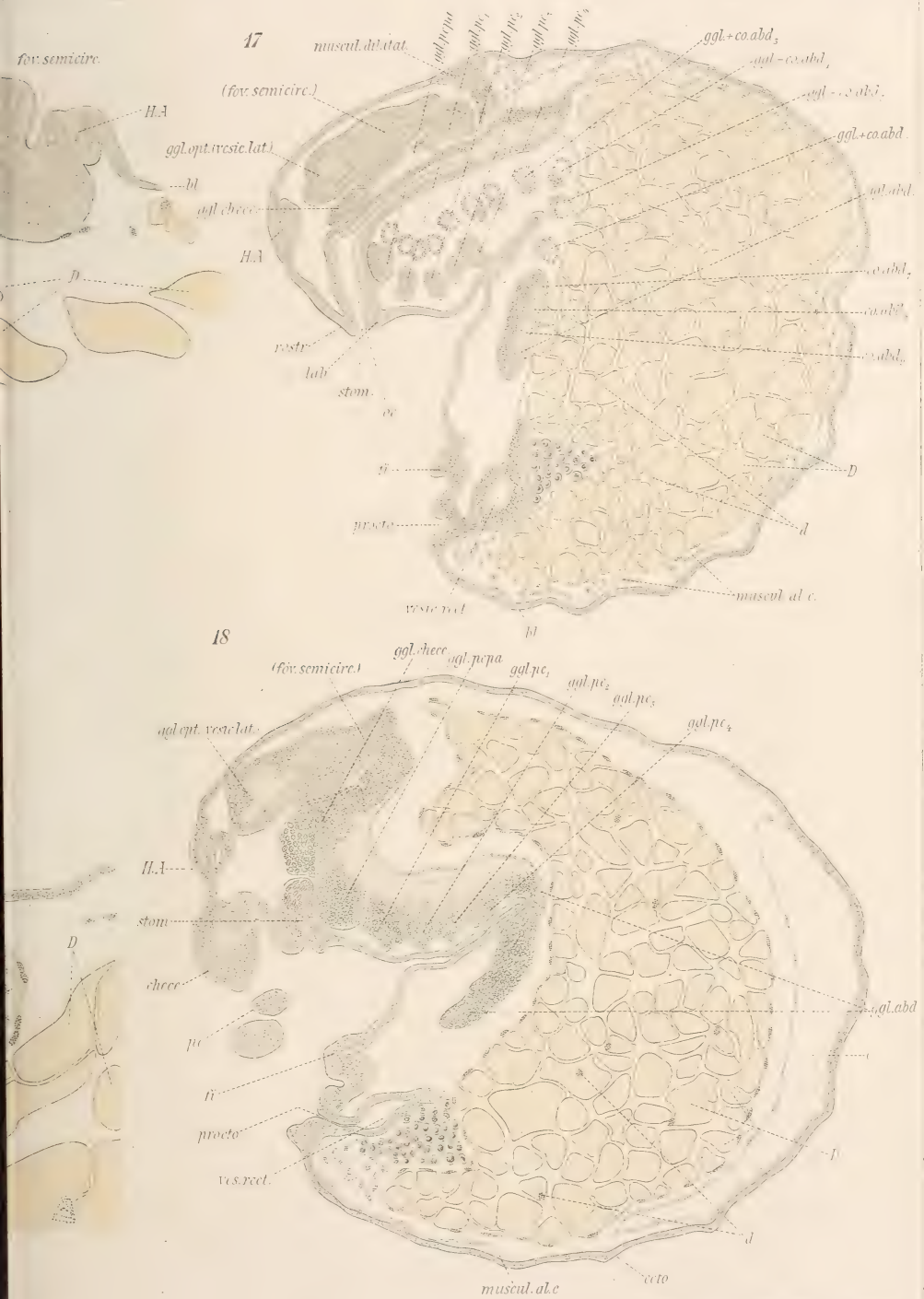


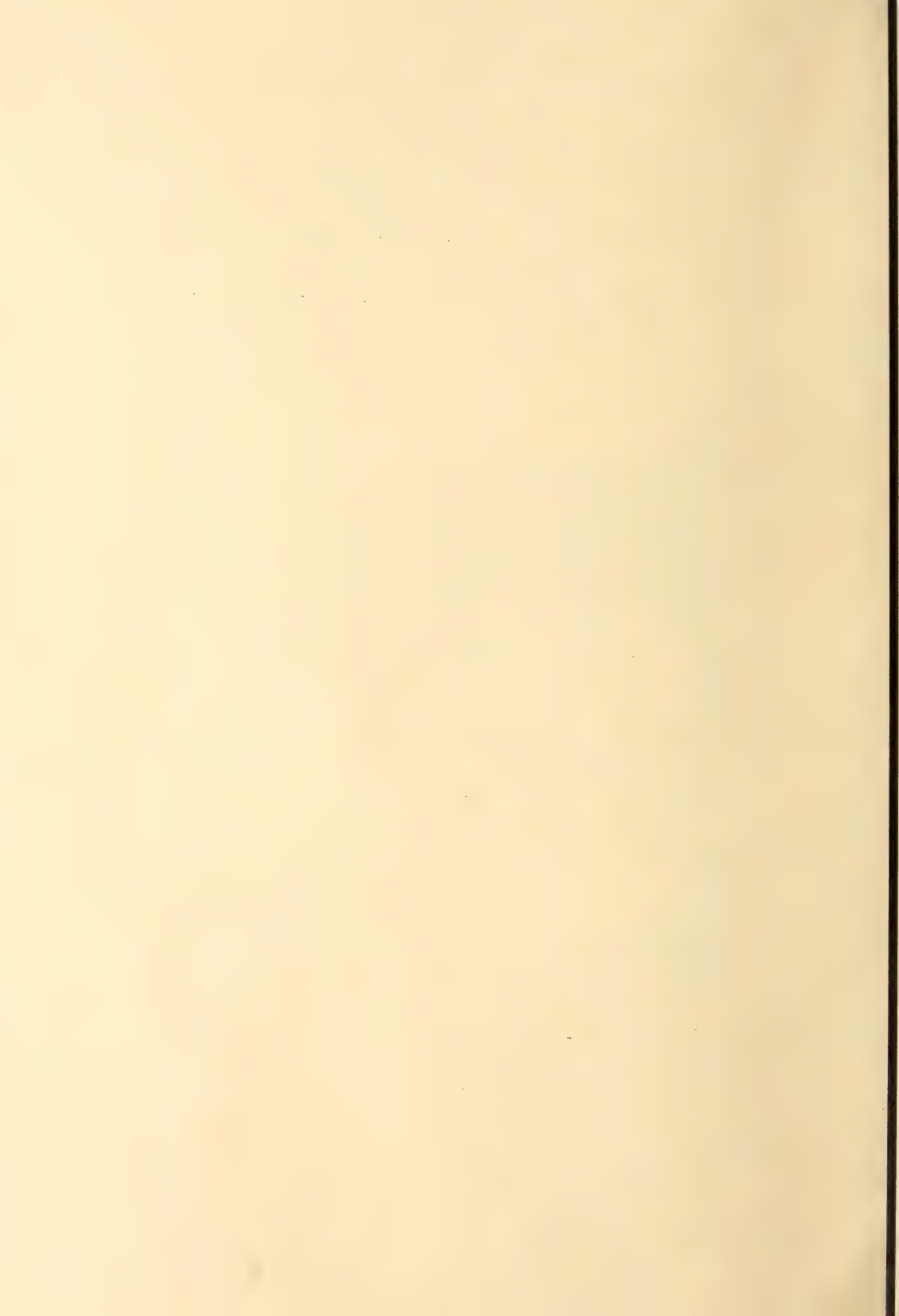


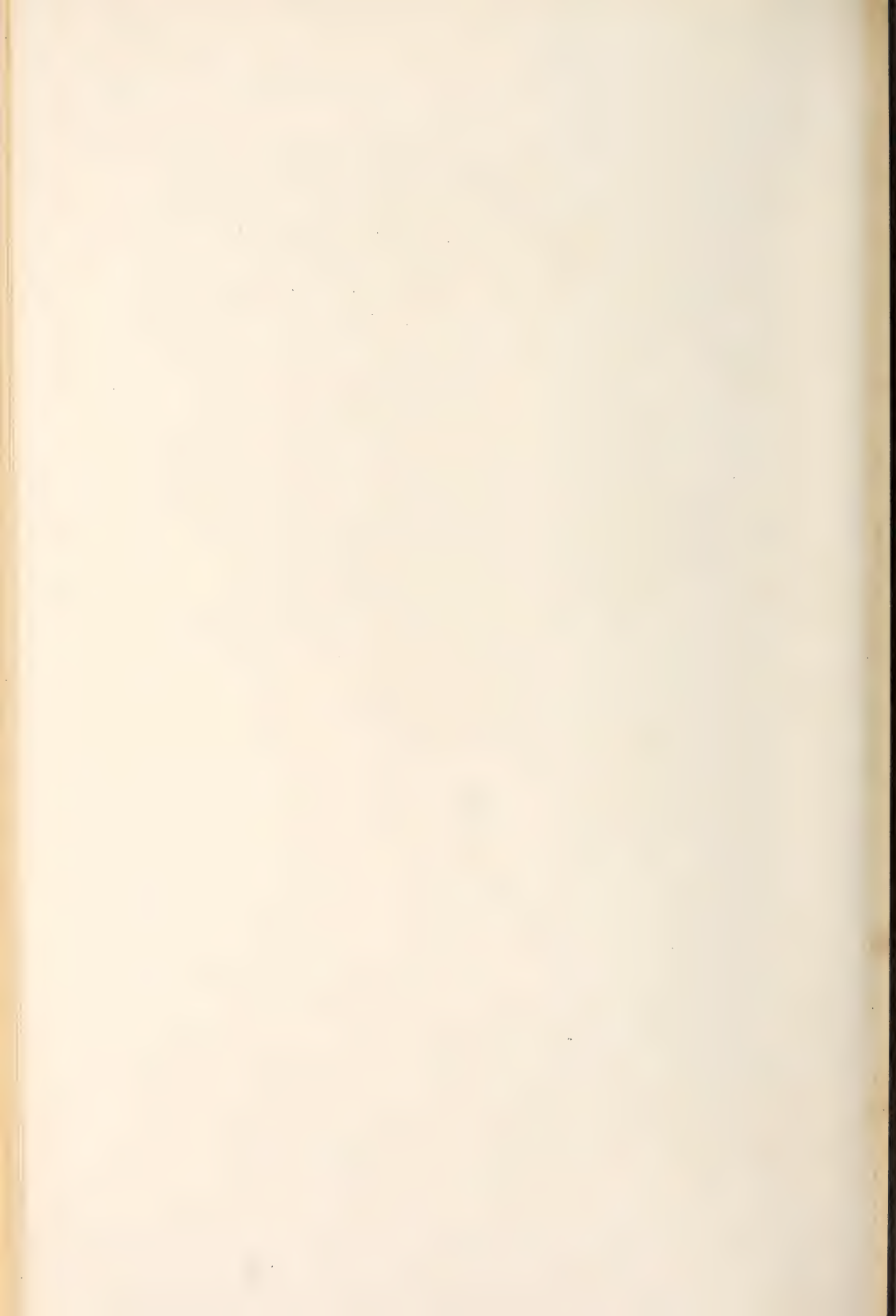


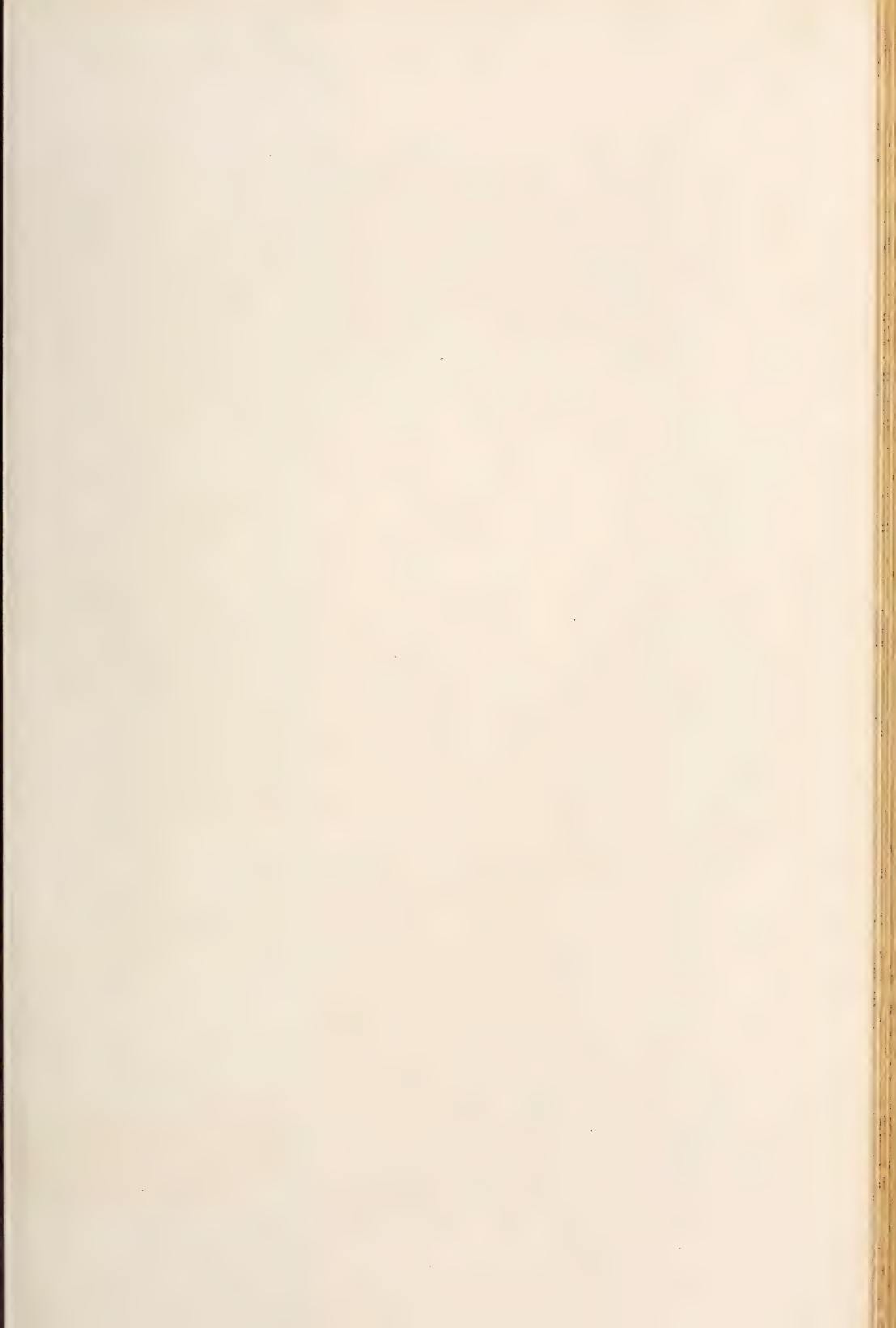


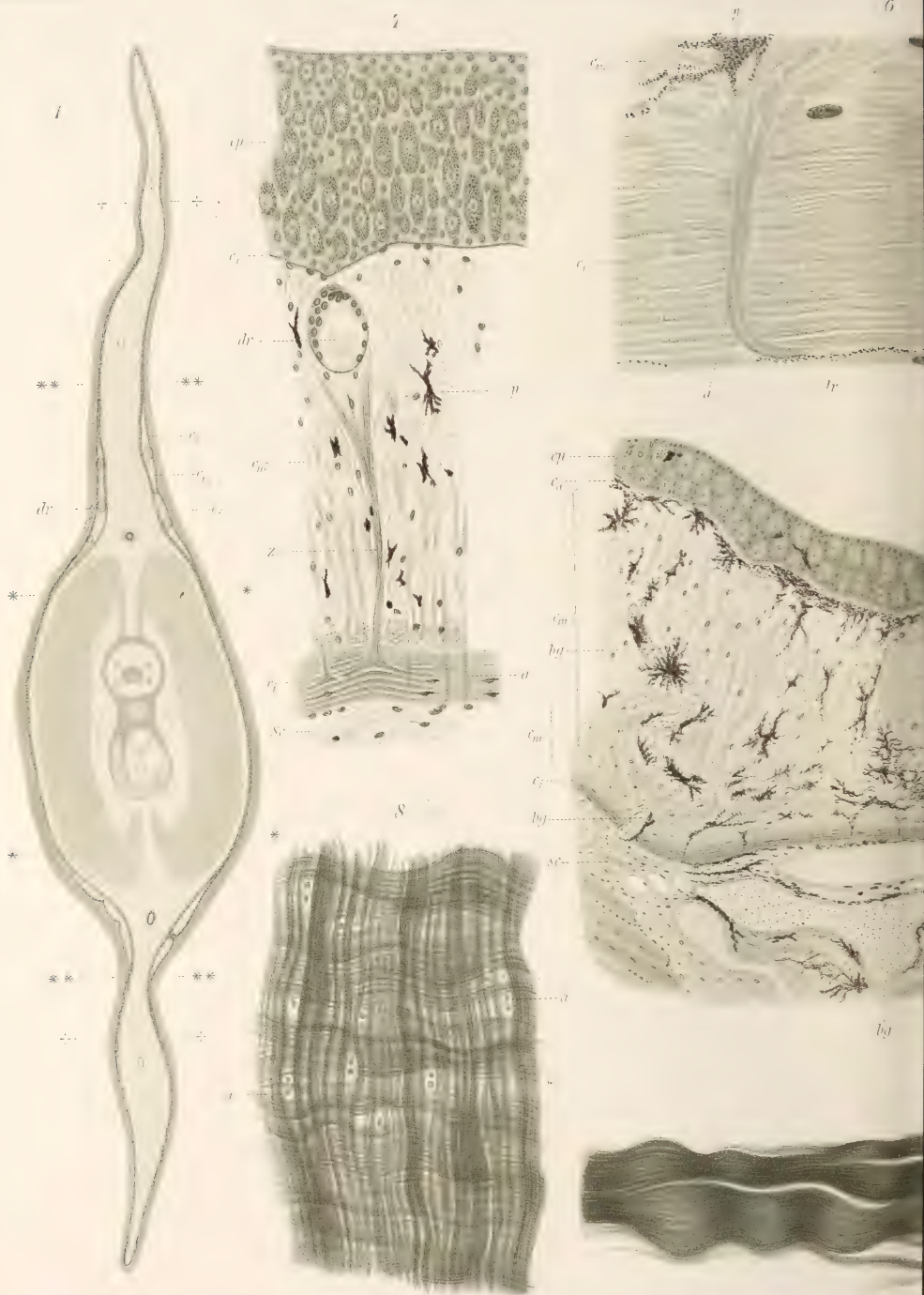




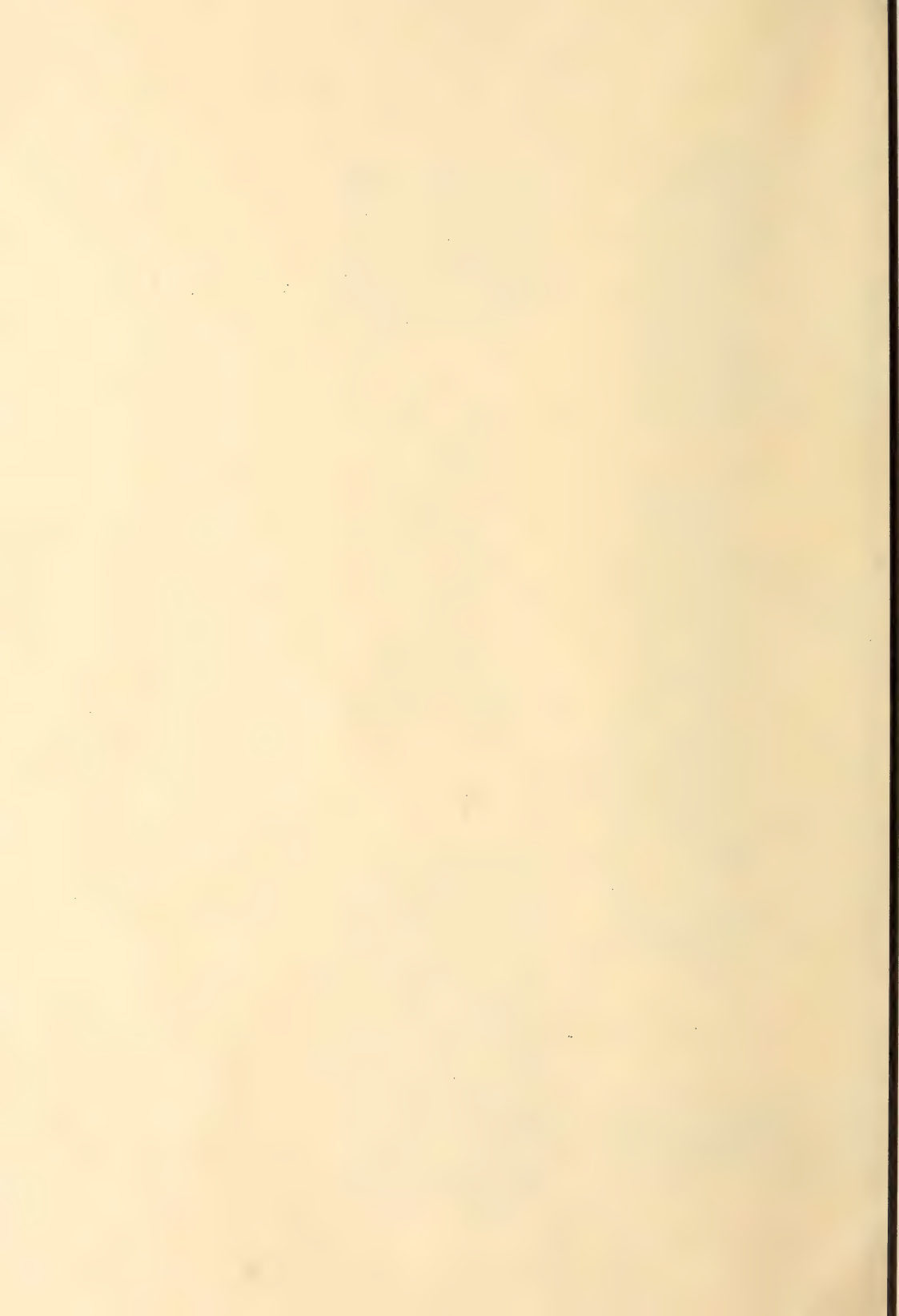


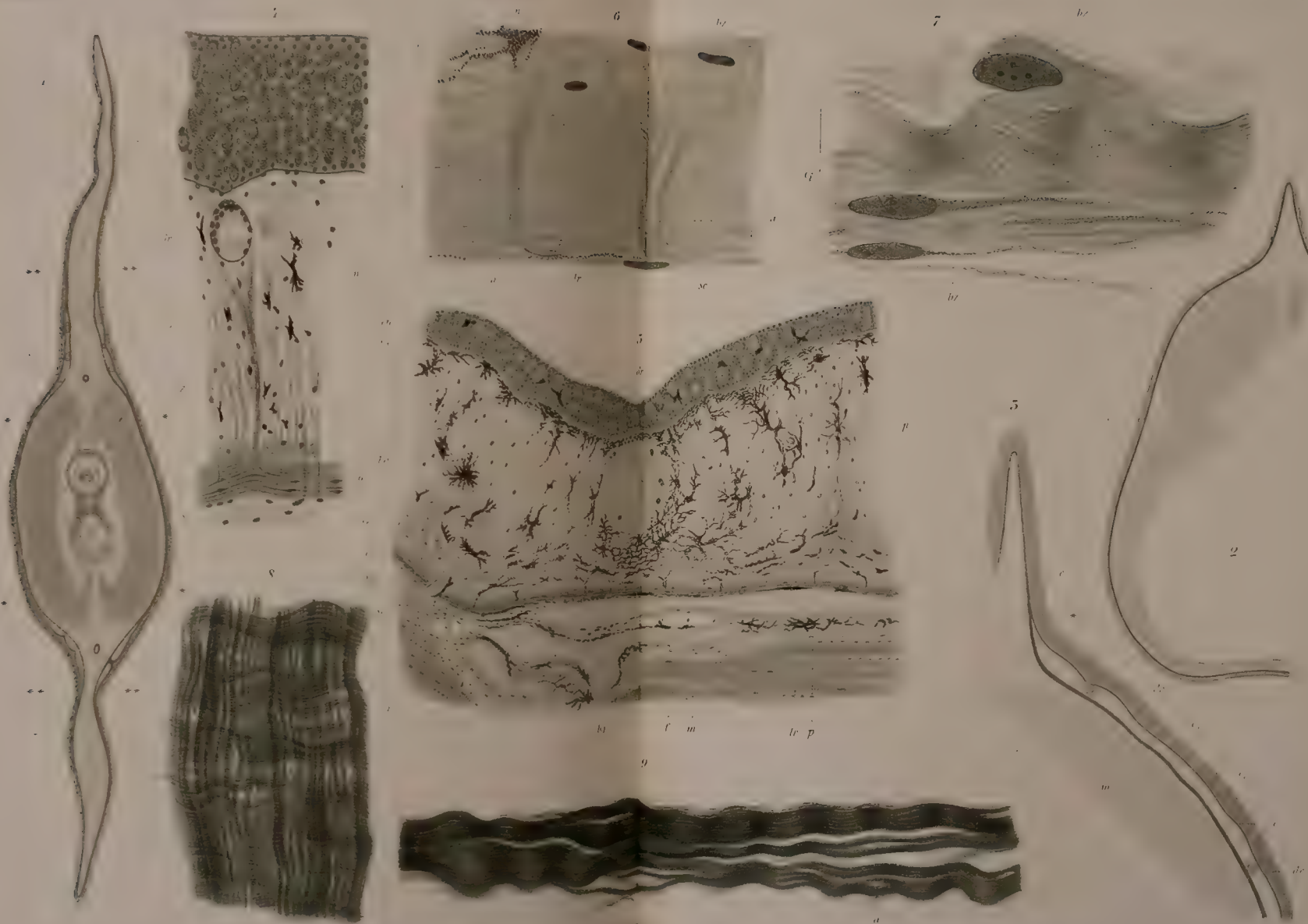
















15

17

2

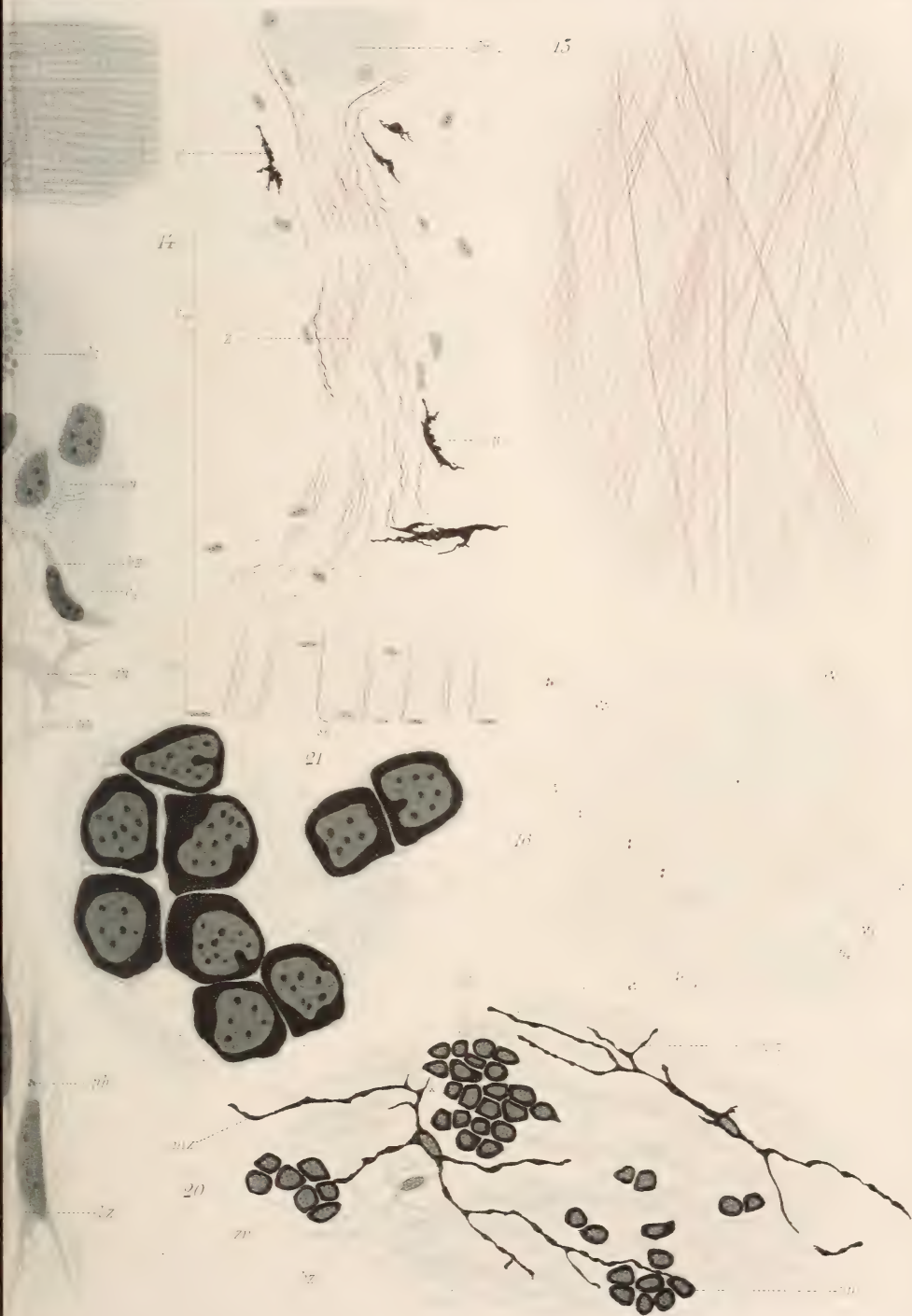
21

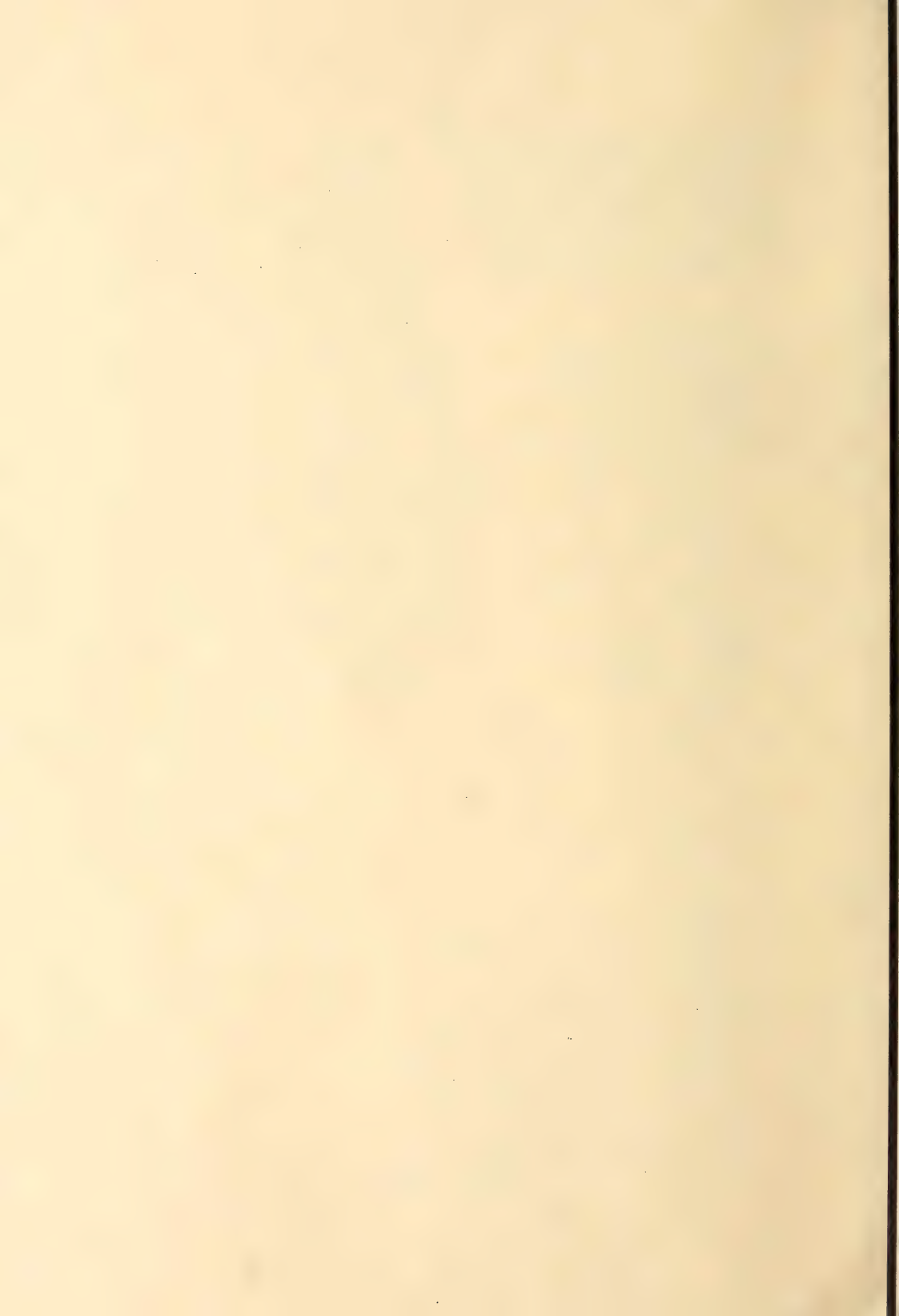
16

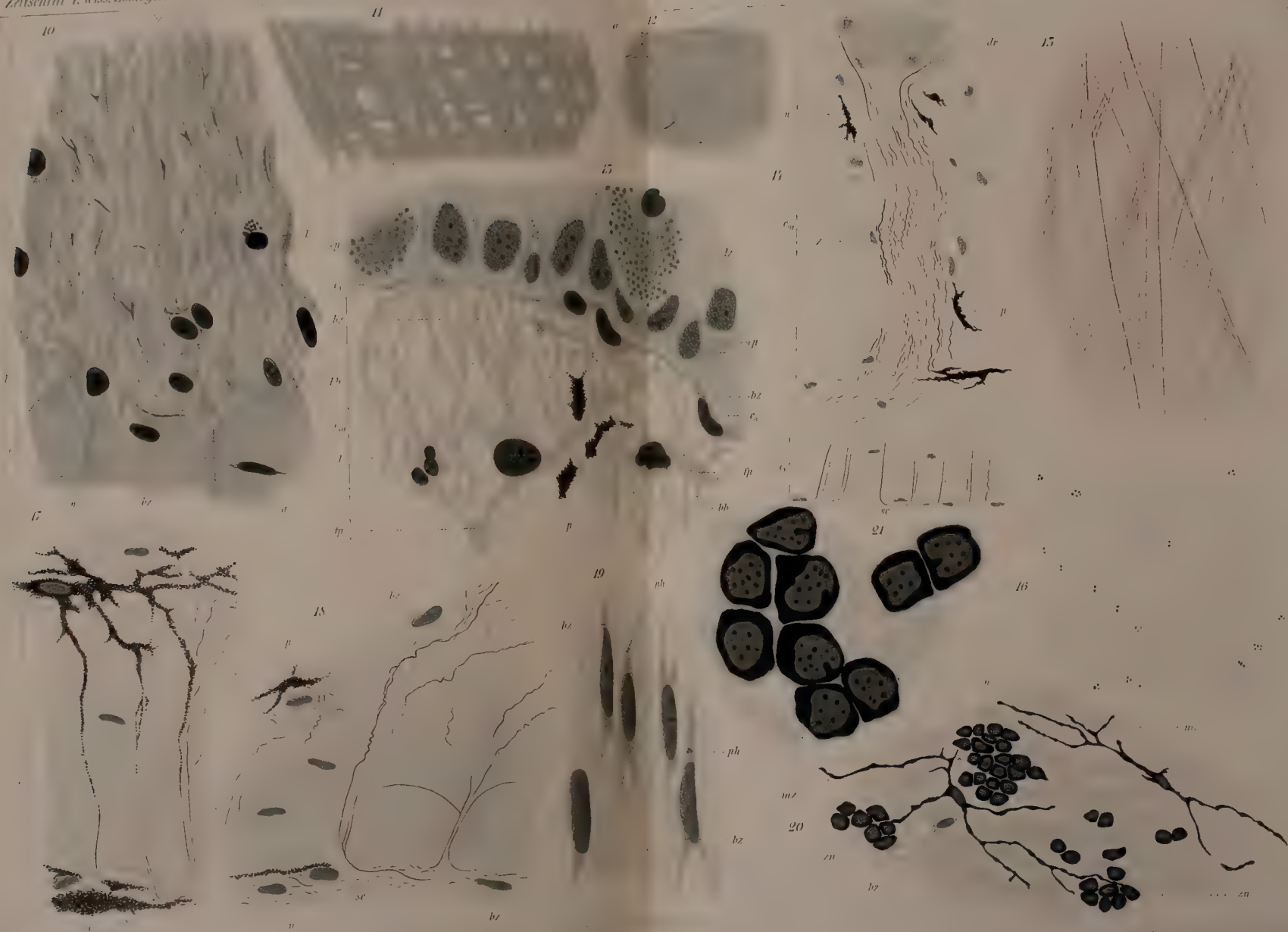
20

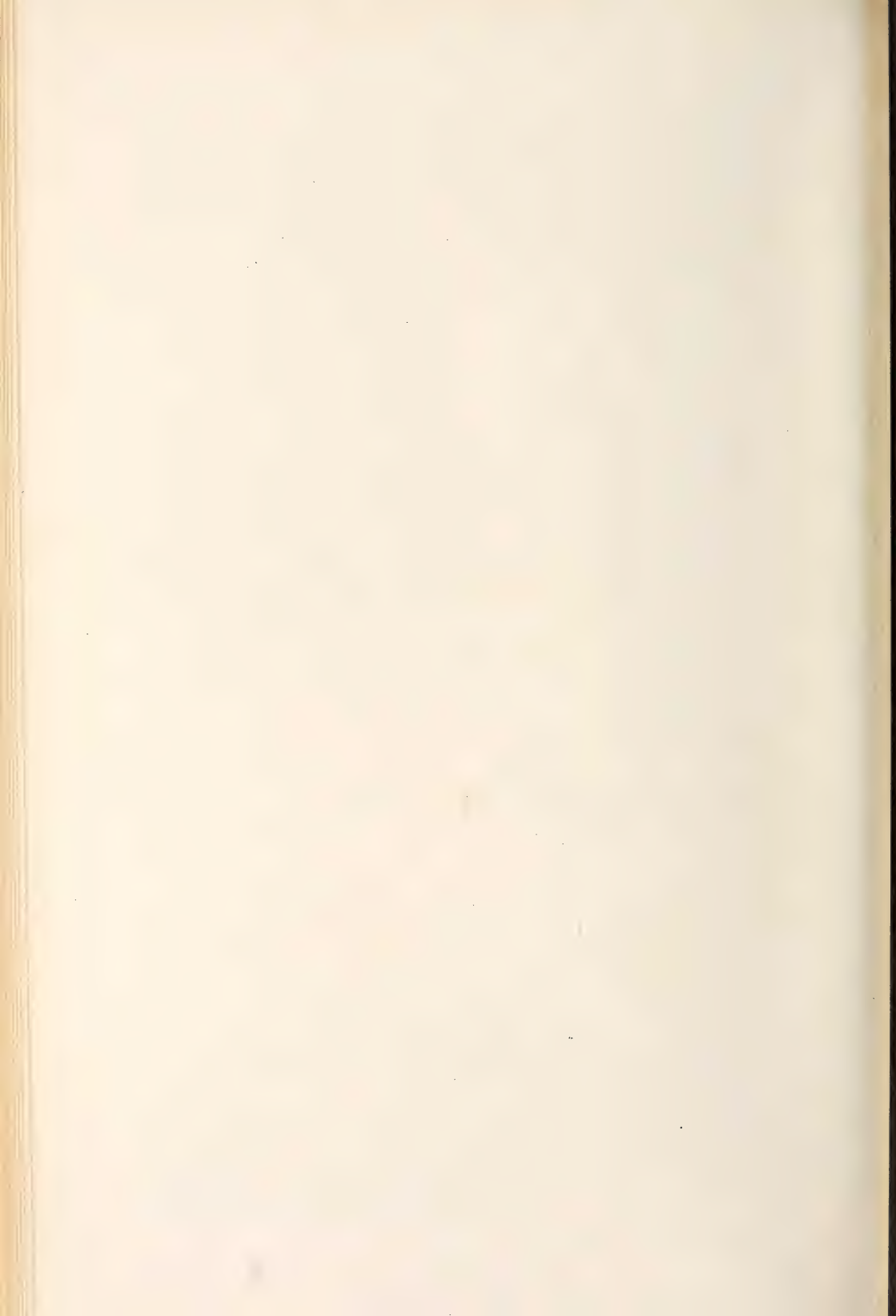
22

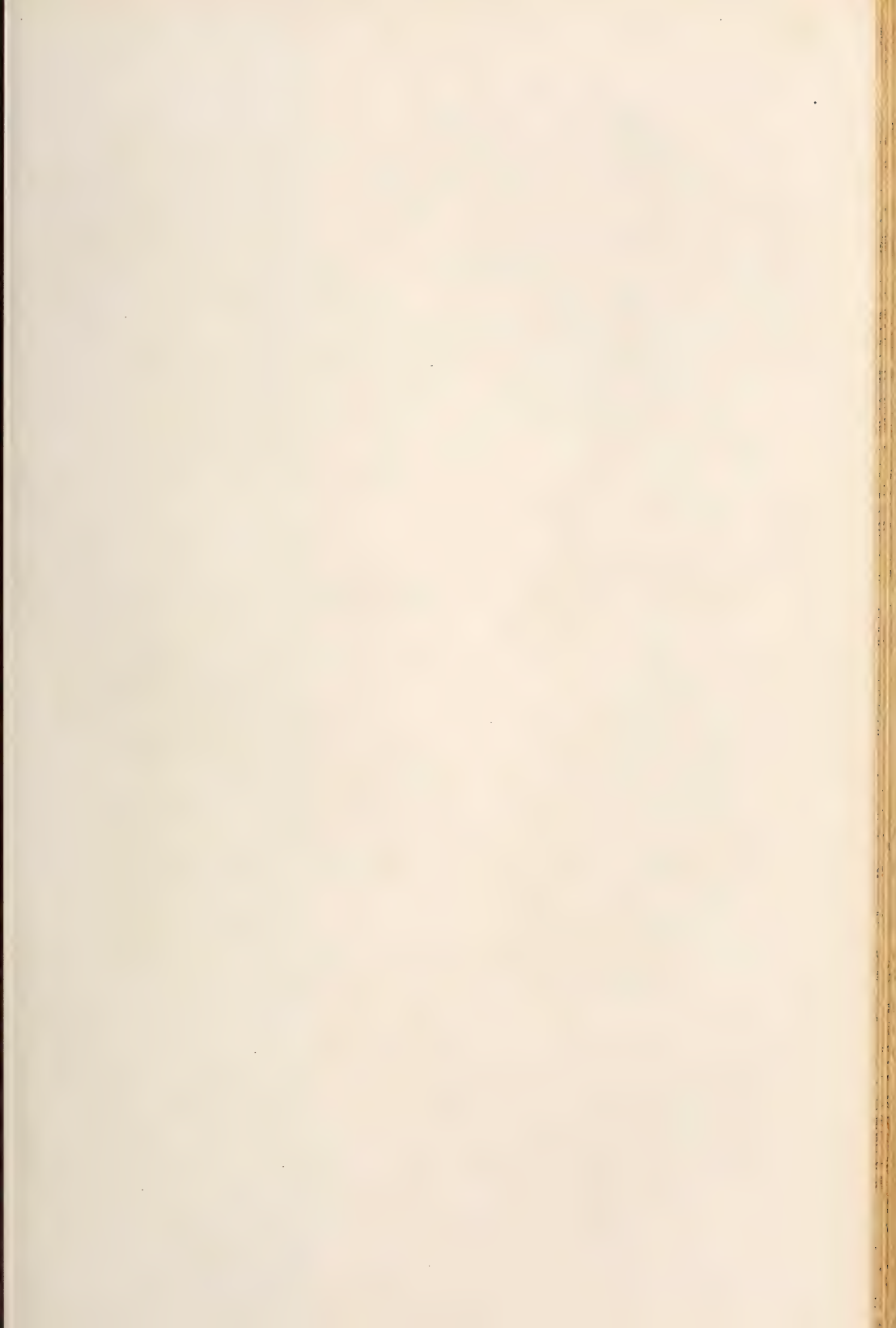
23

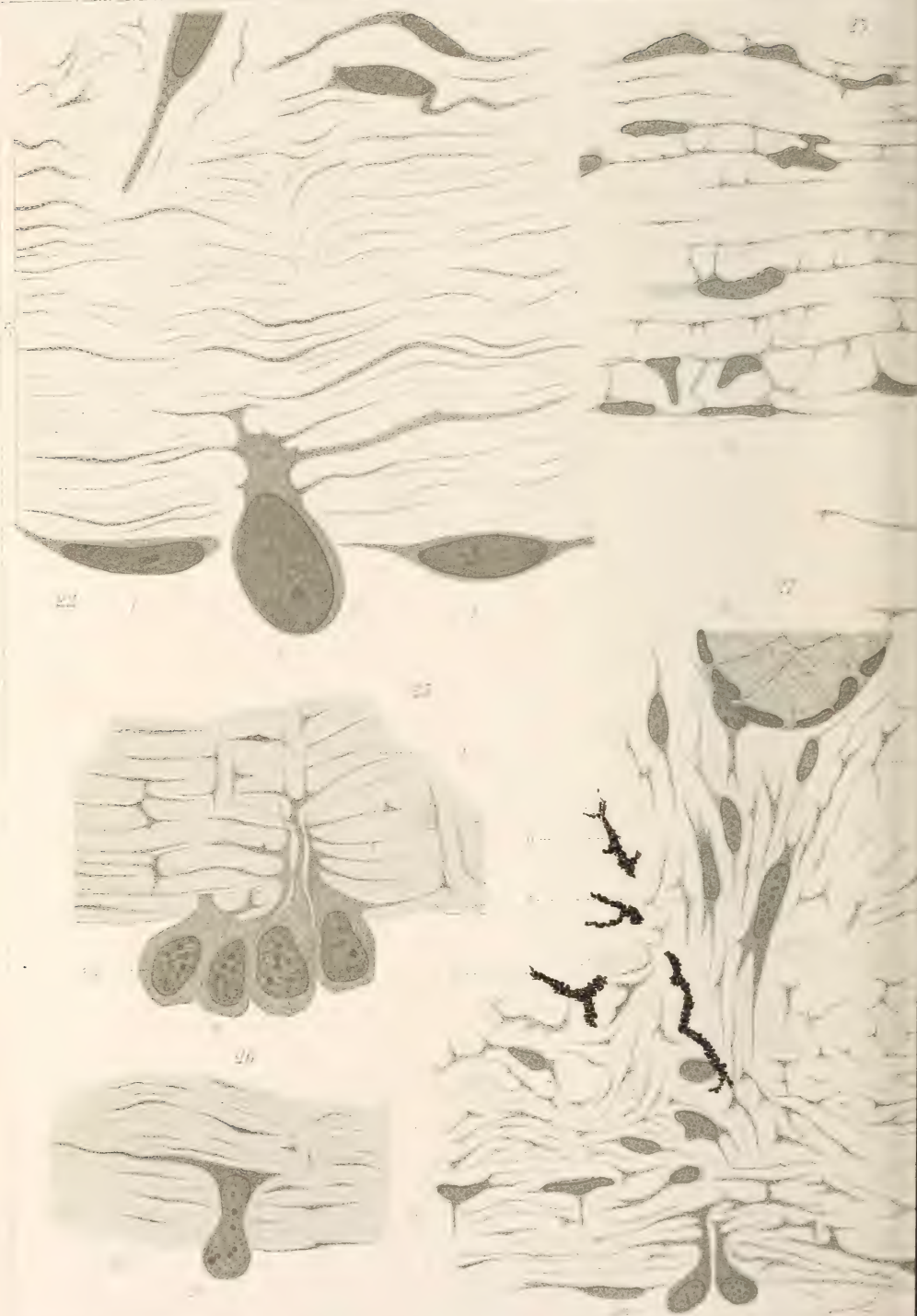


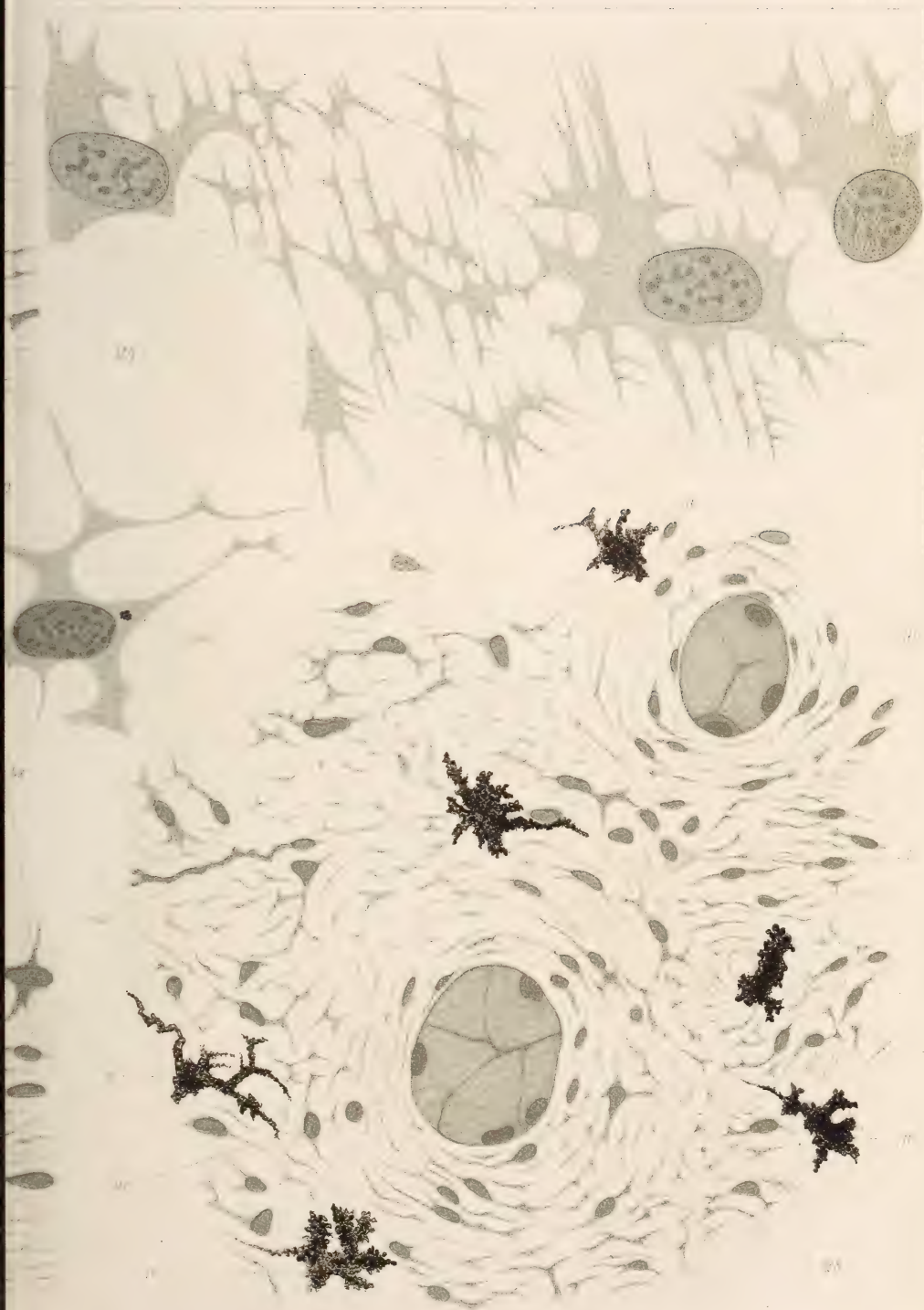


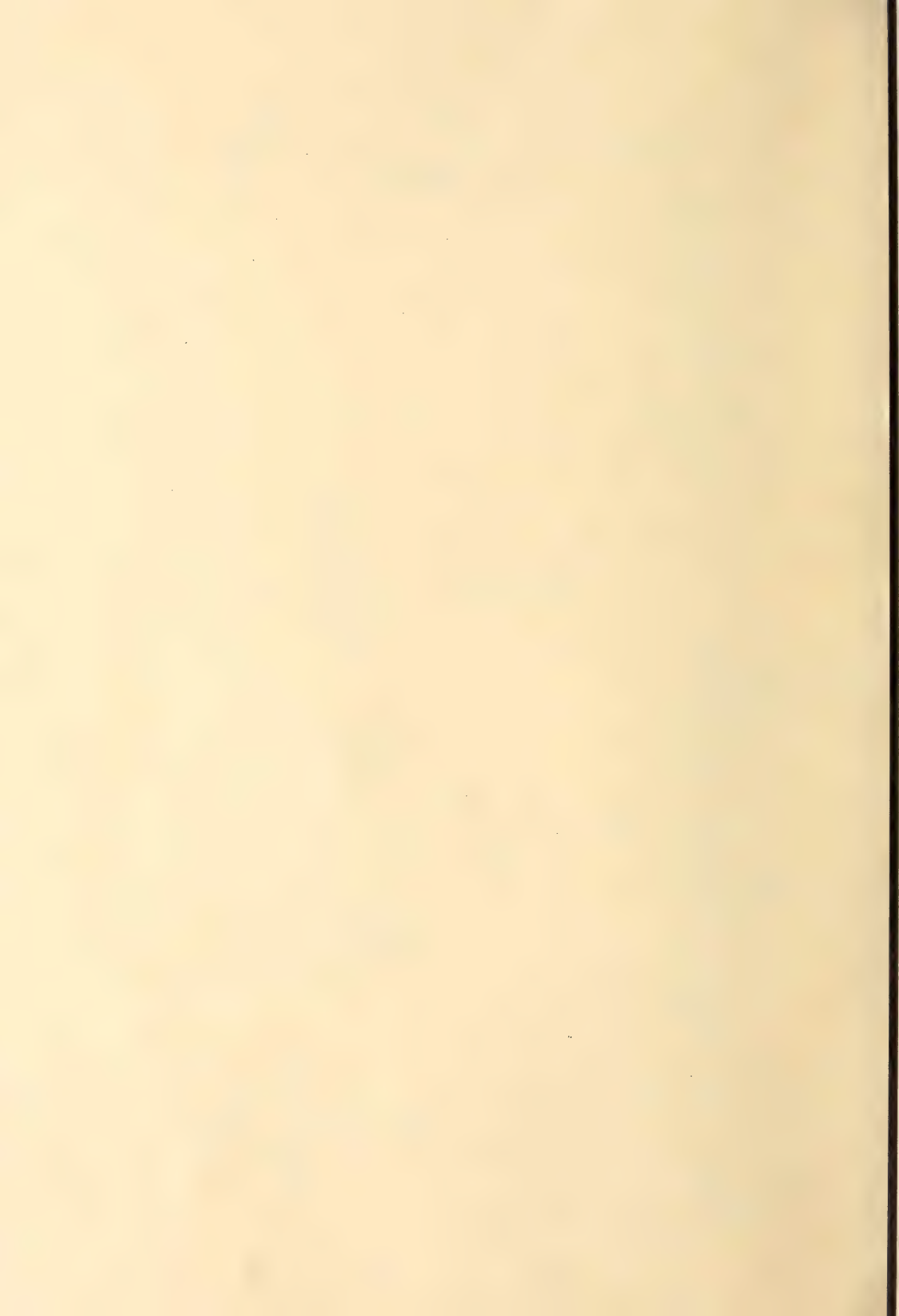




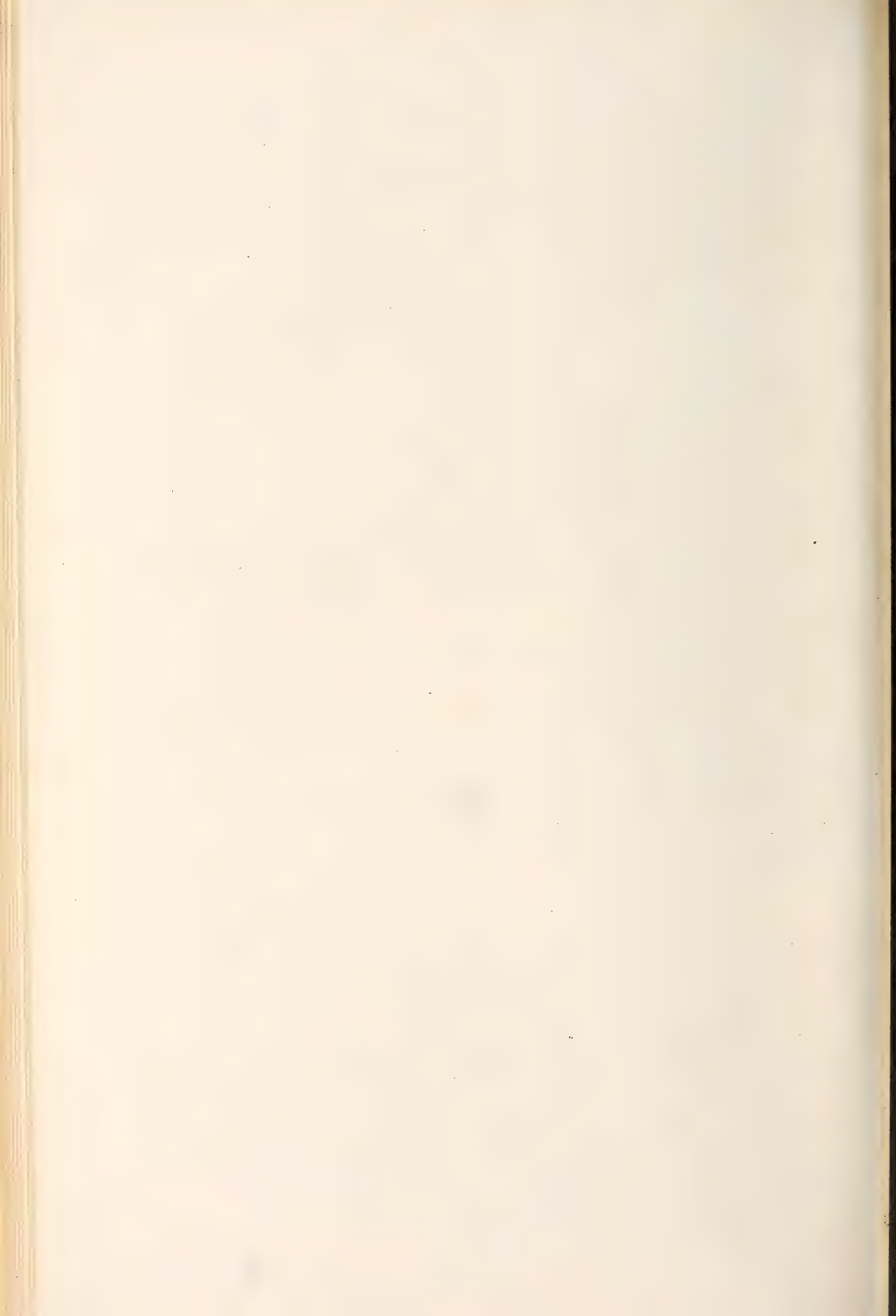


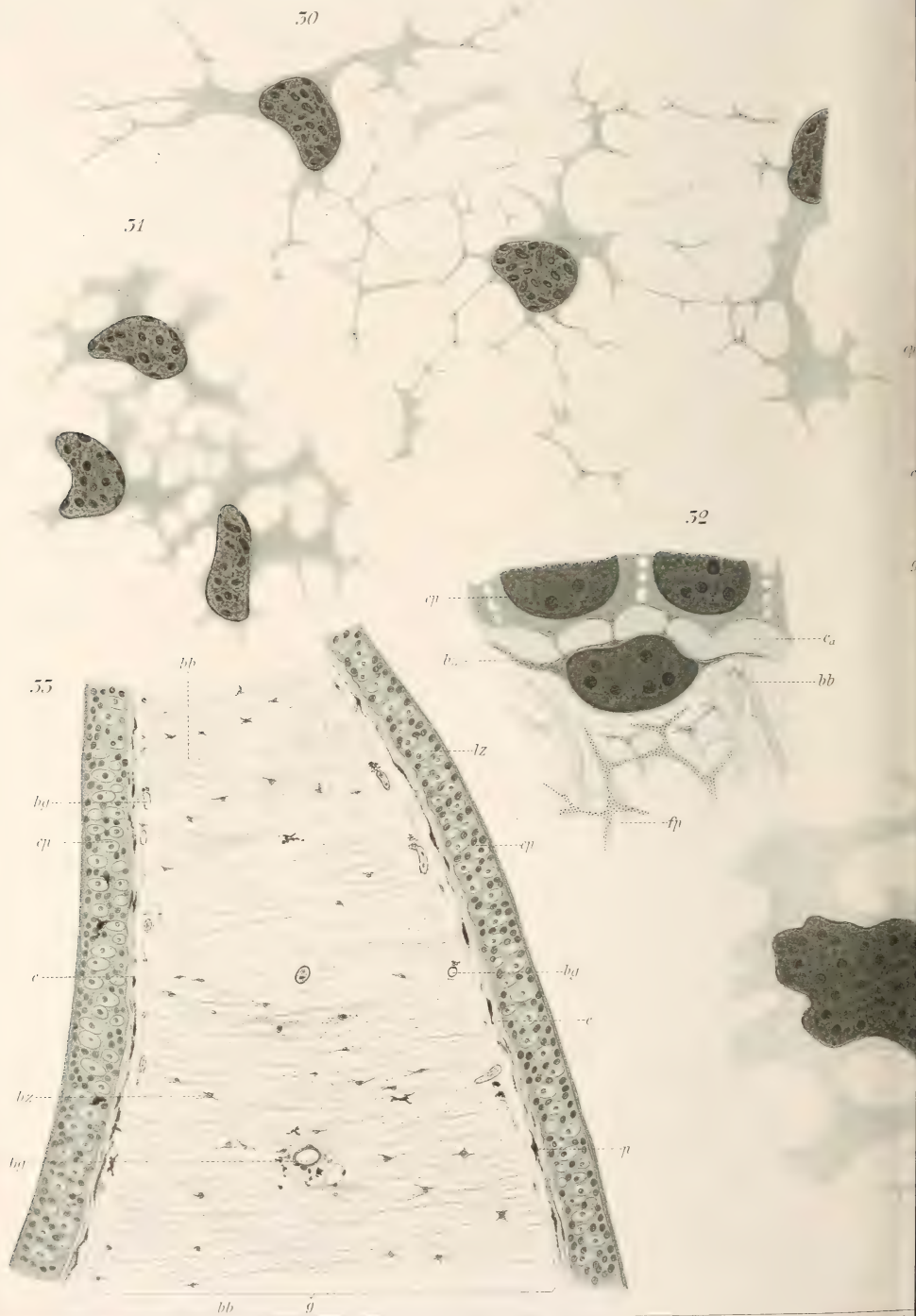


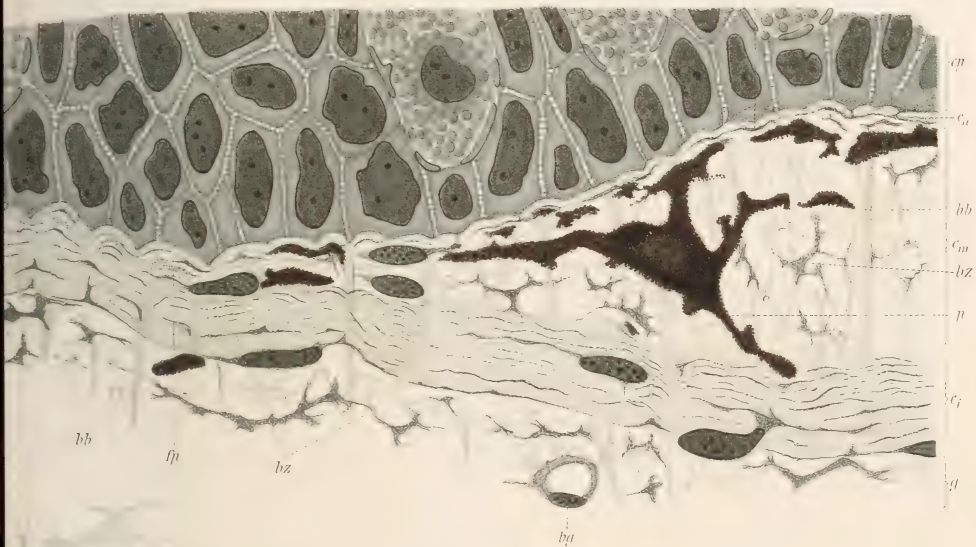
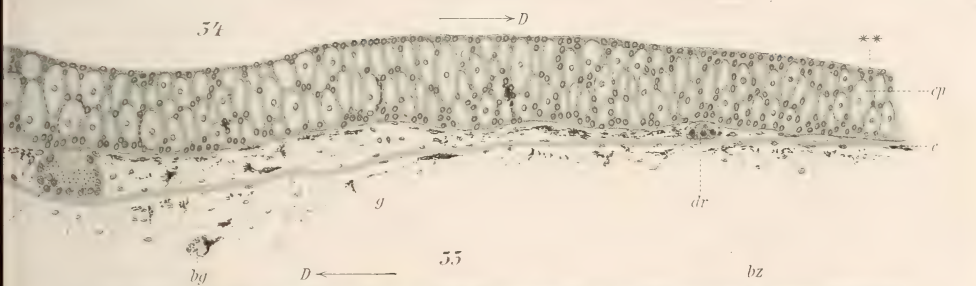


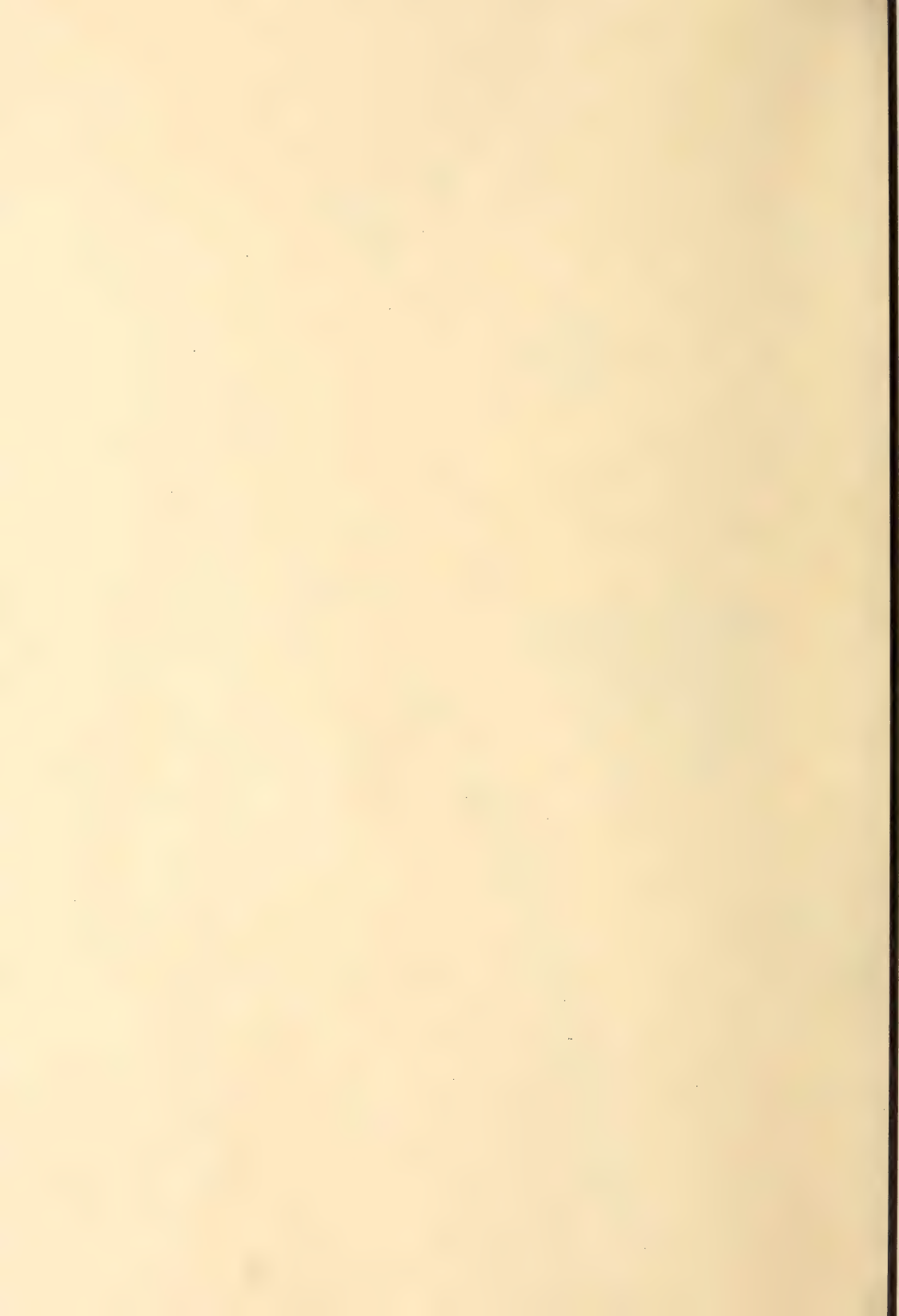


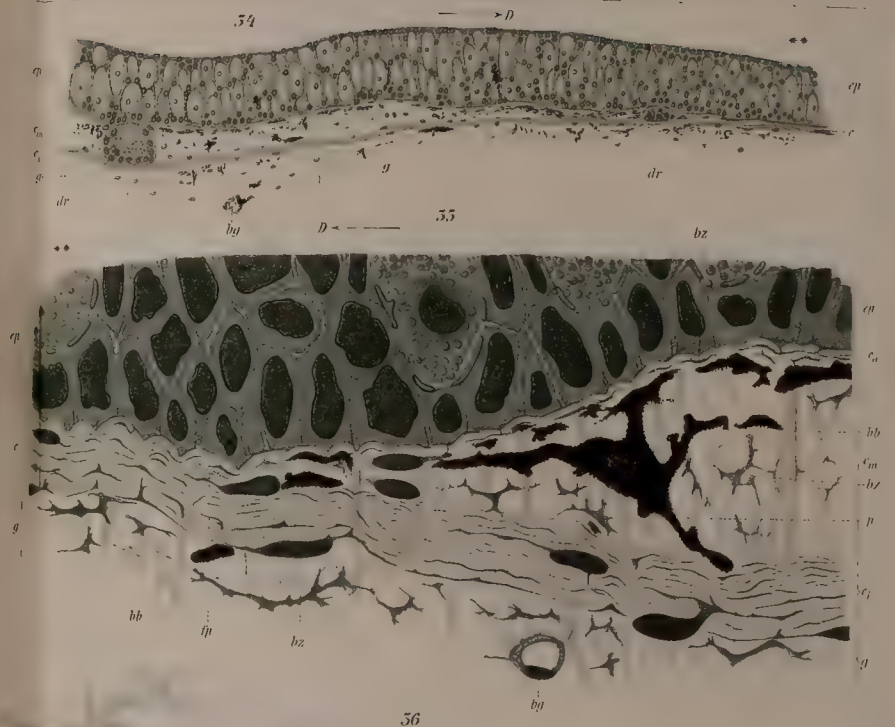




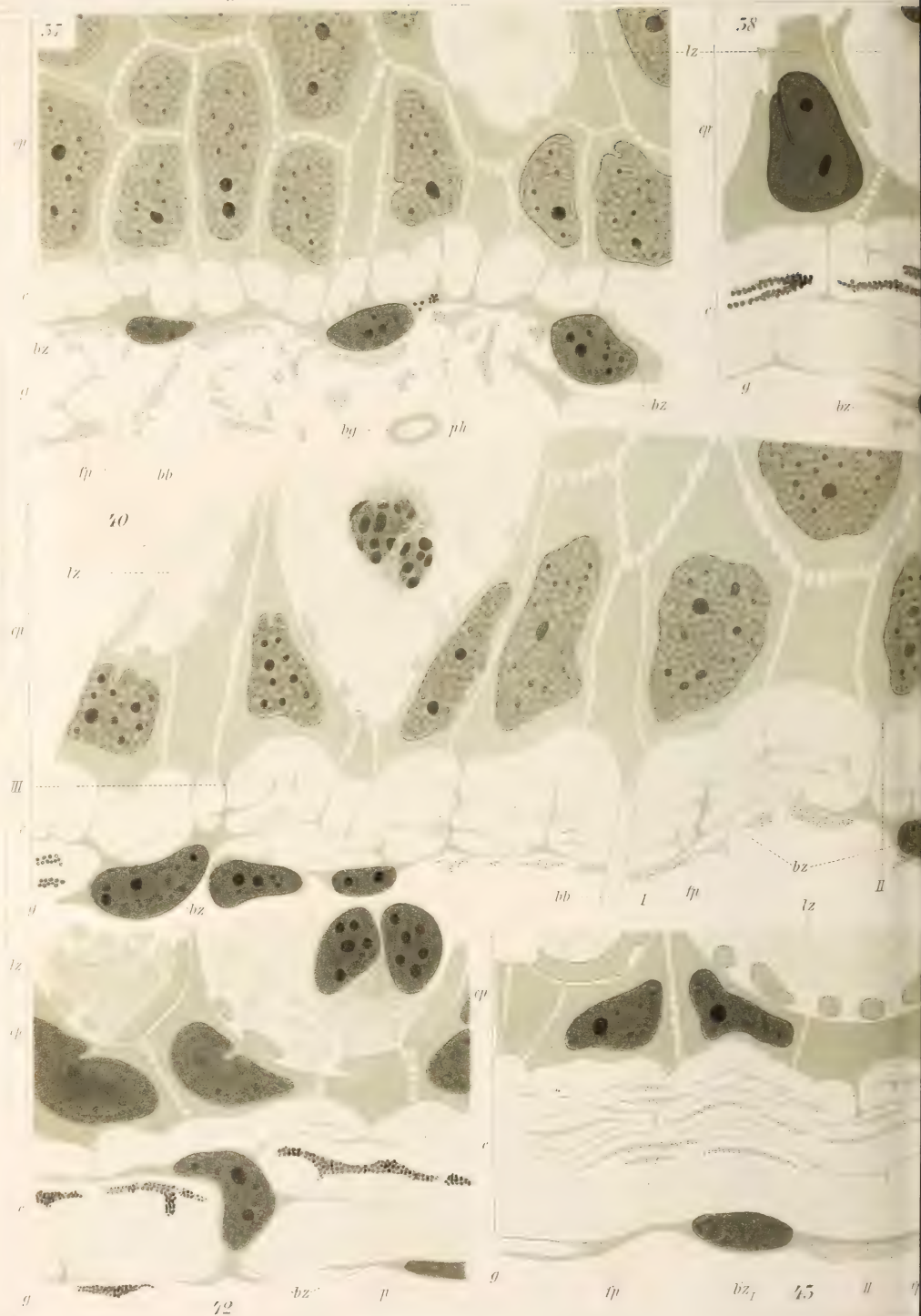


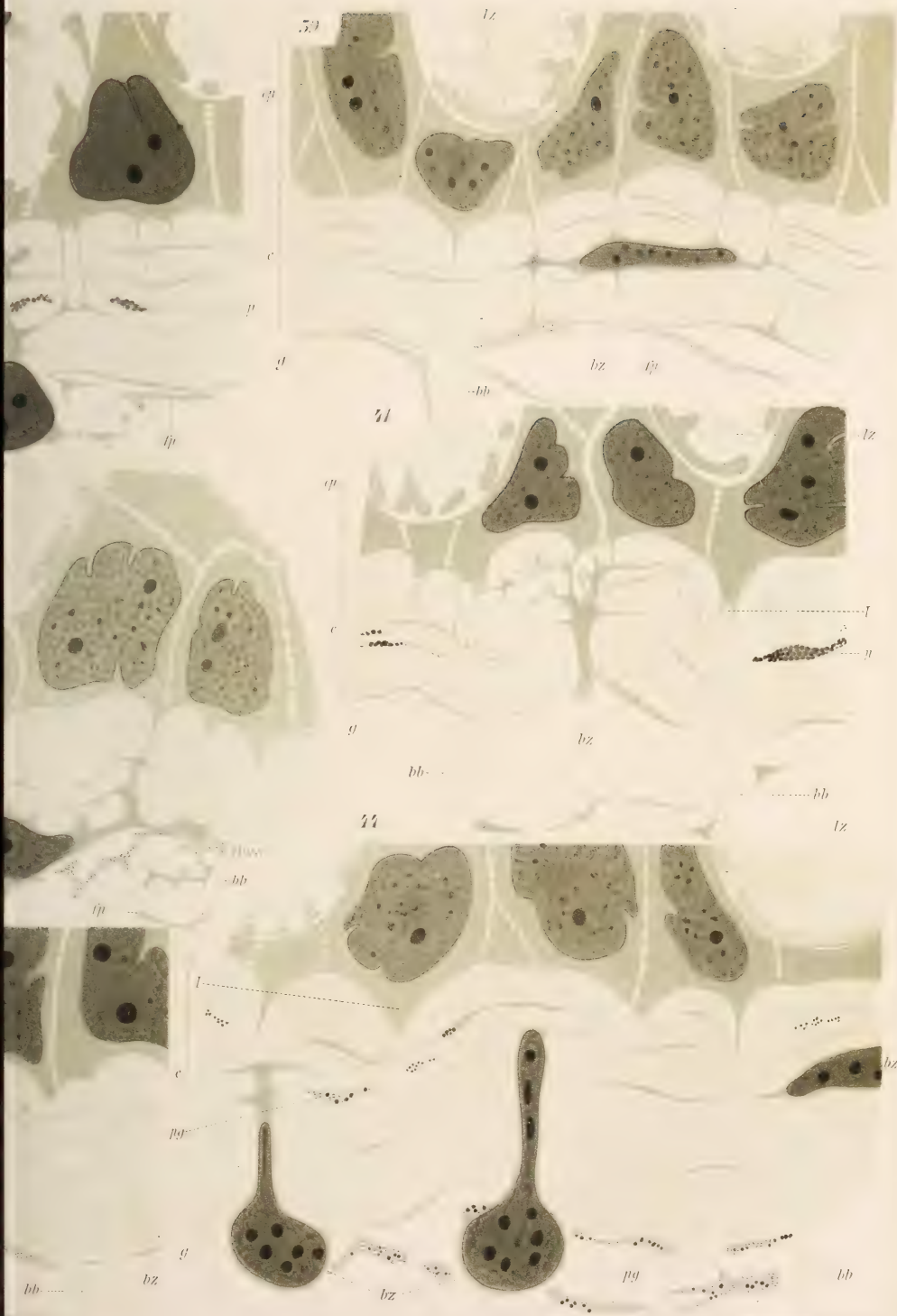


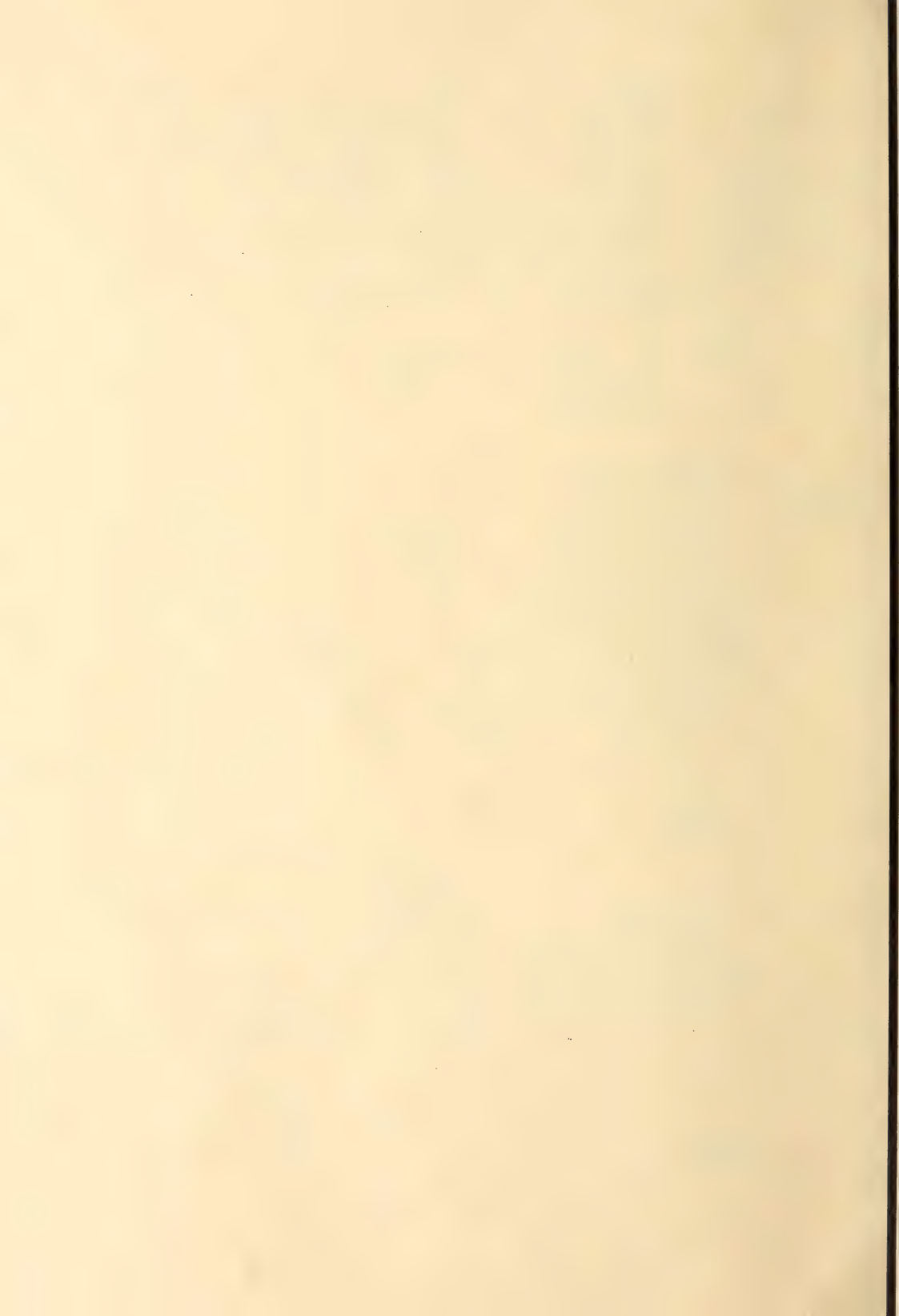




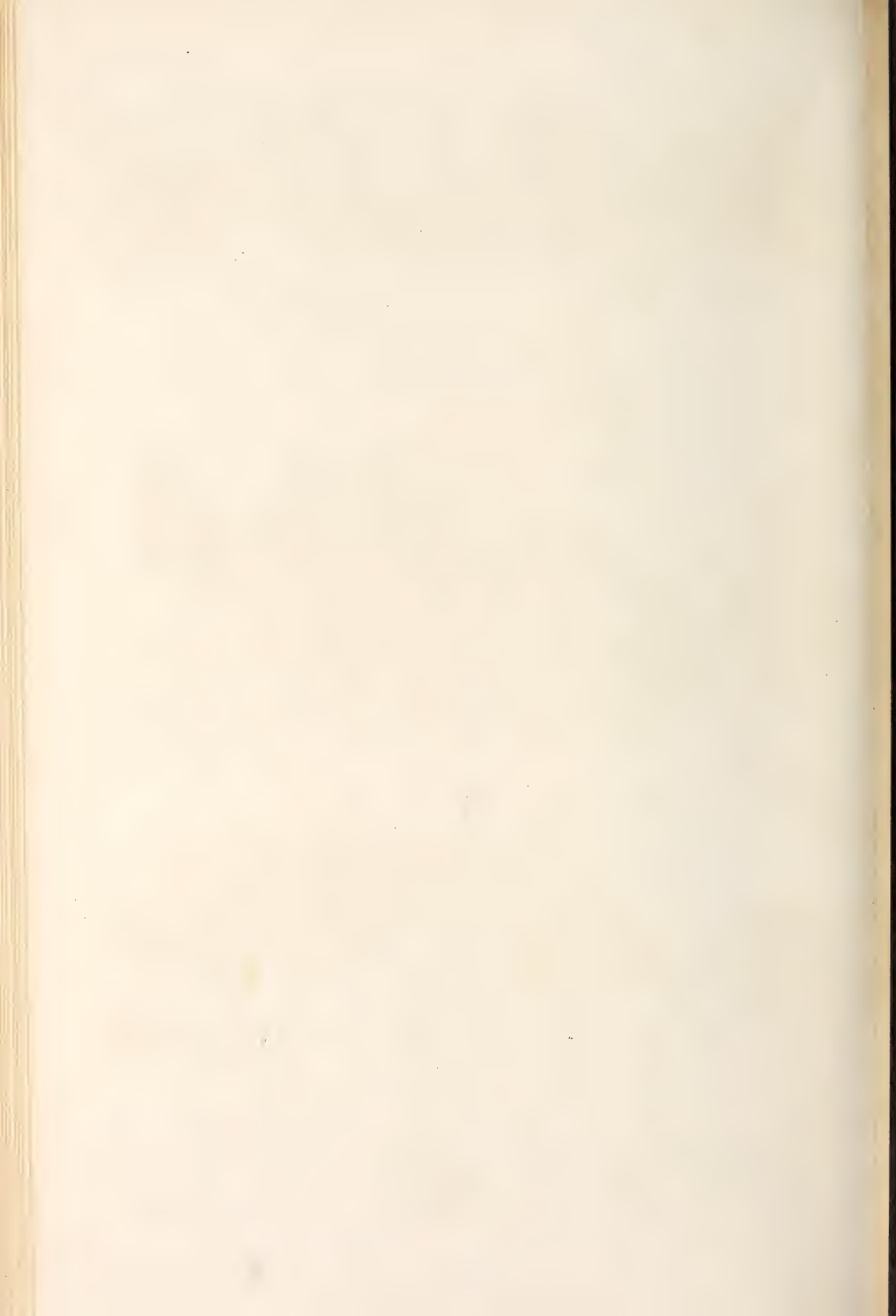






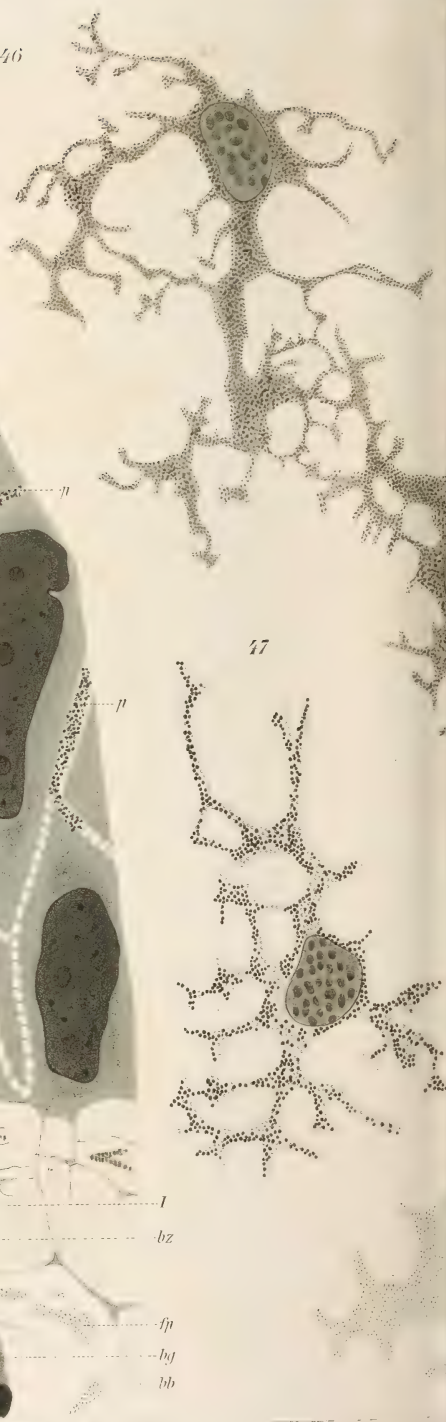




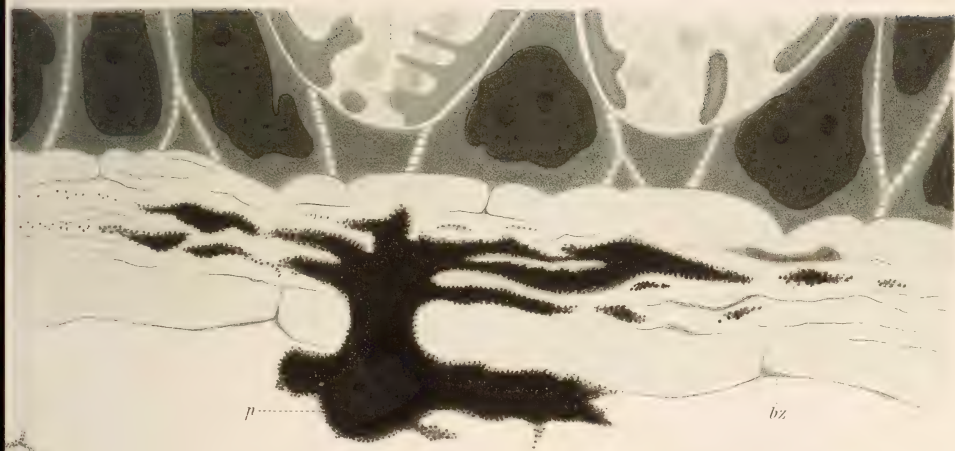


45

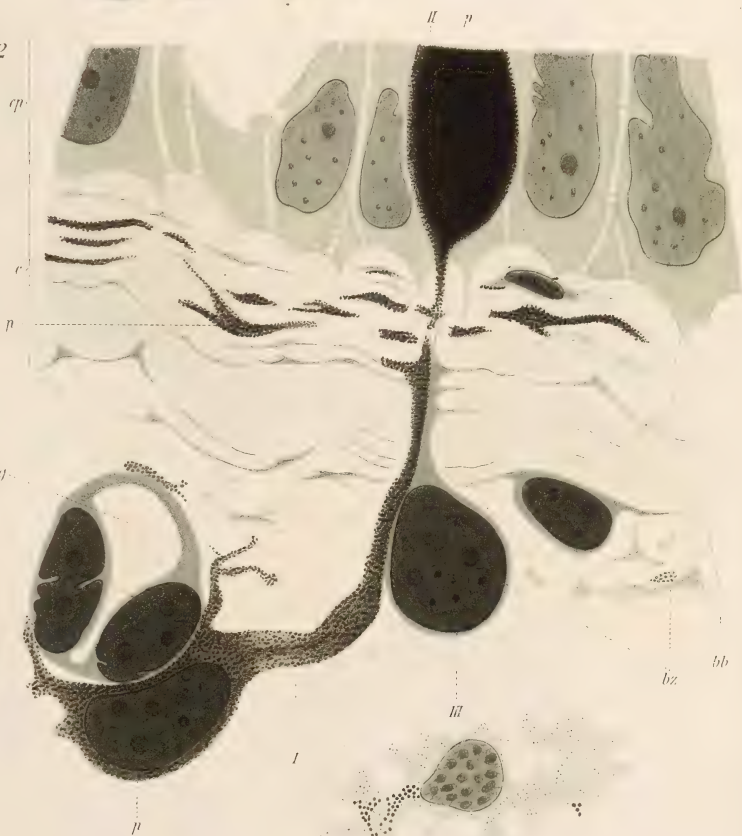
46



12



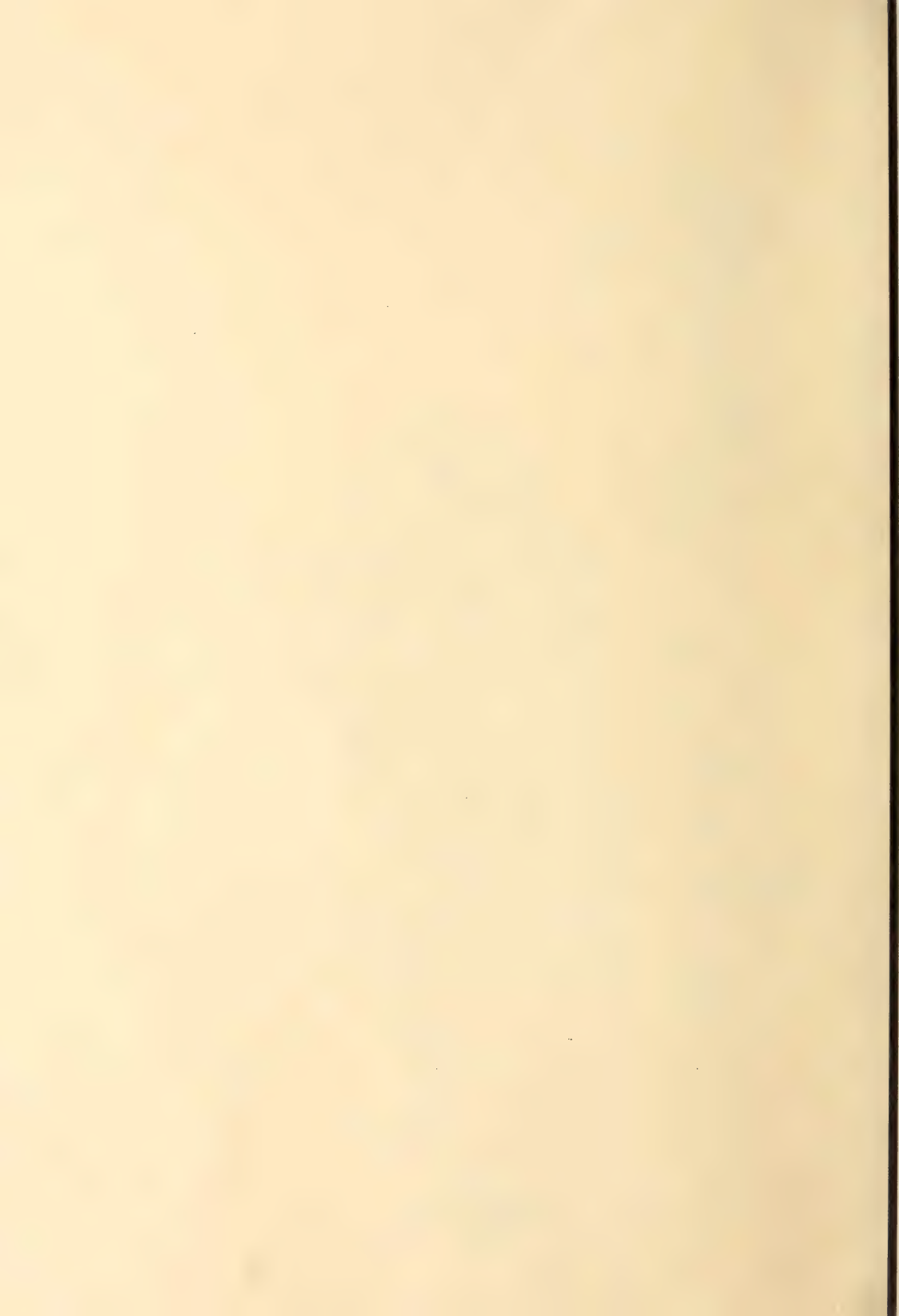
52



48



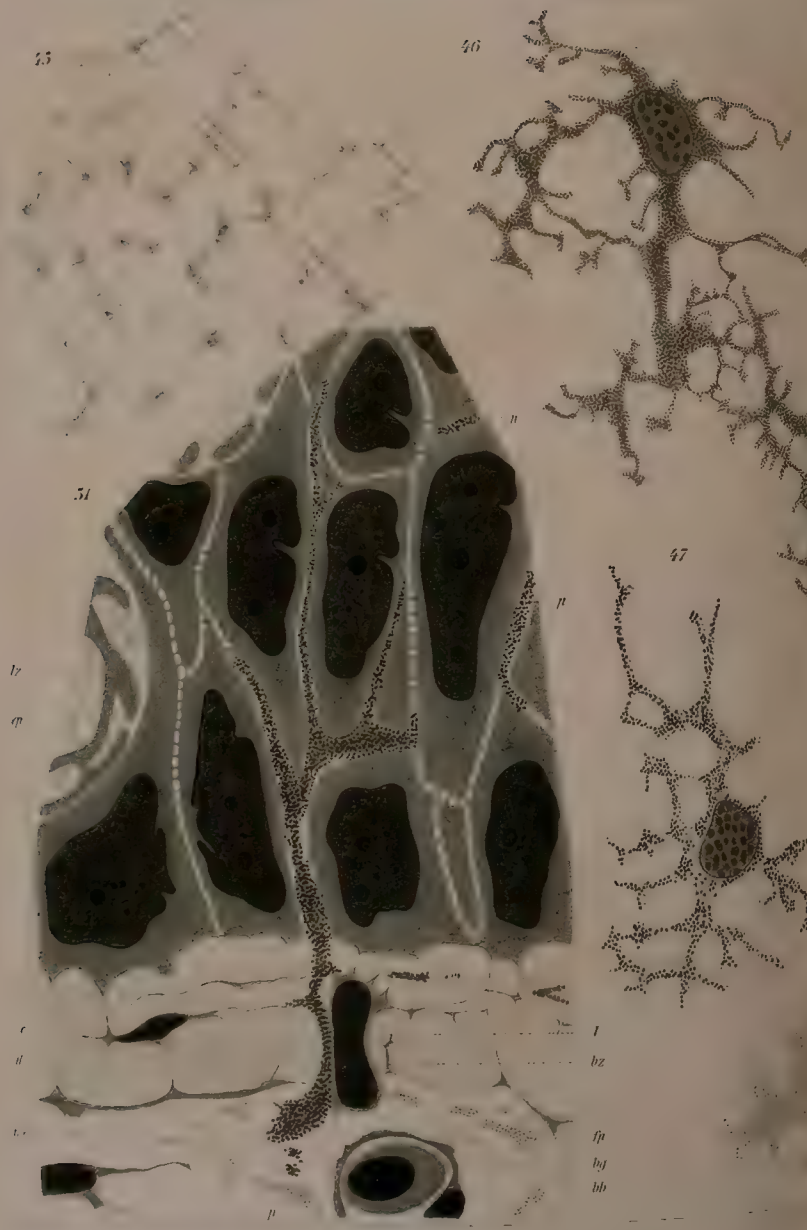
49



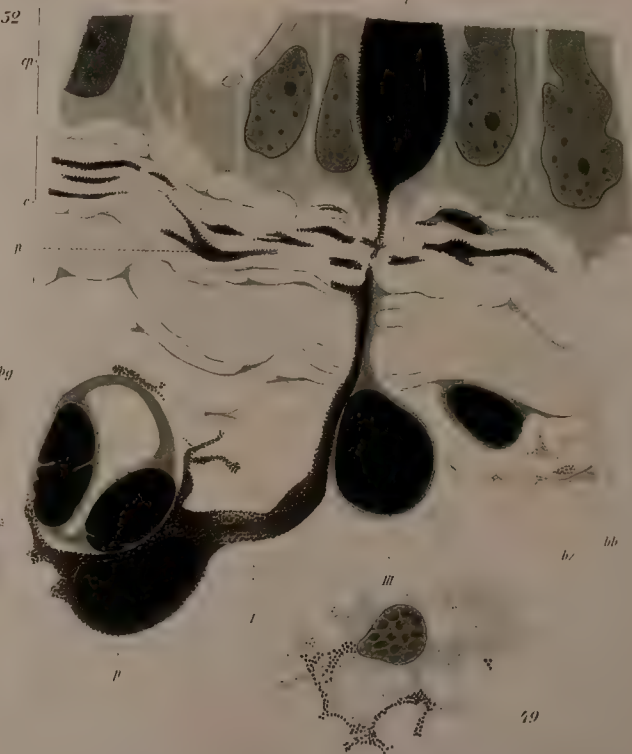
45

46

50



52



48

49

47



4

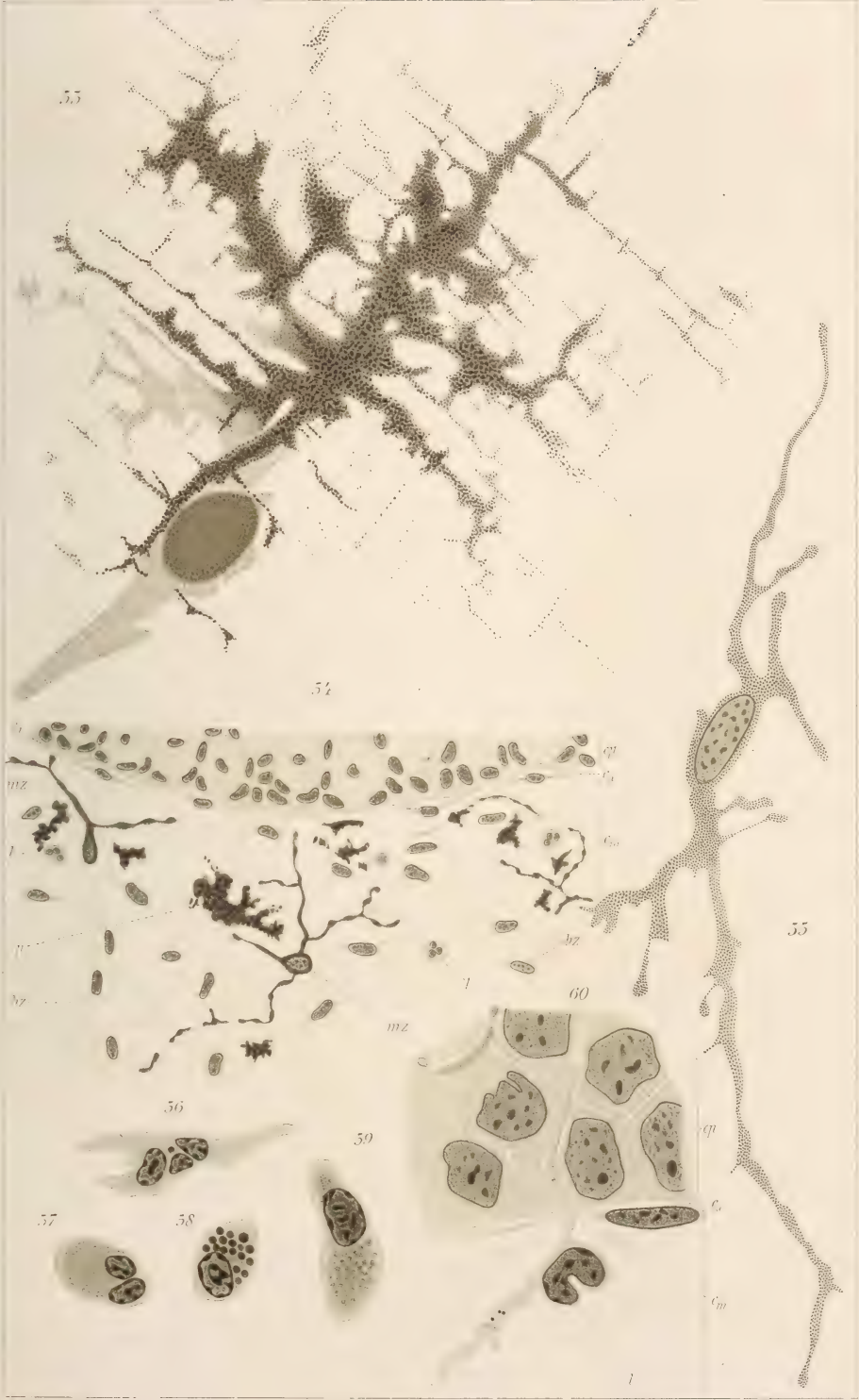
bz

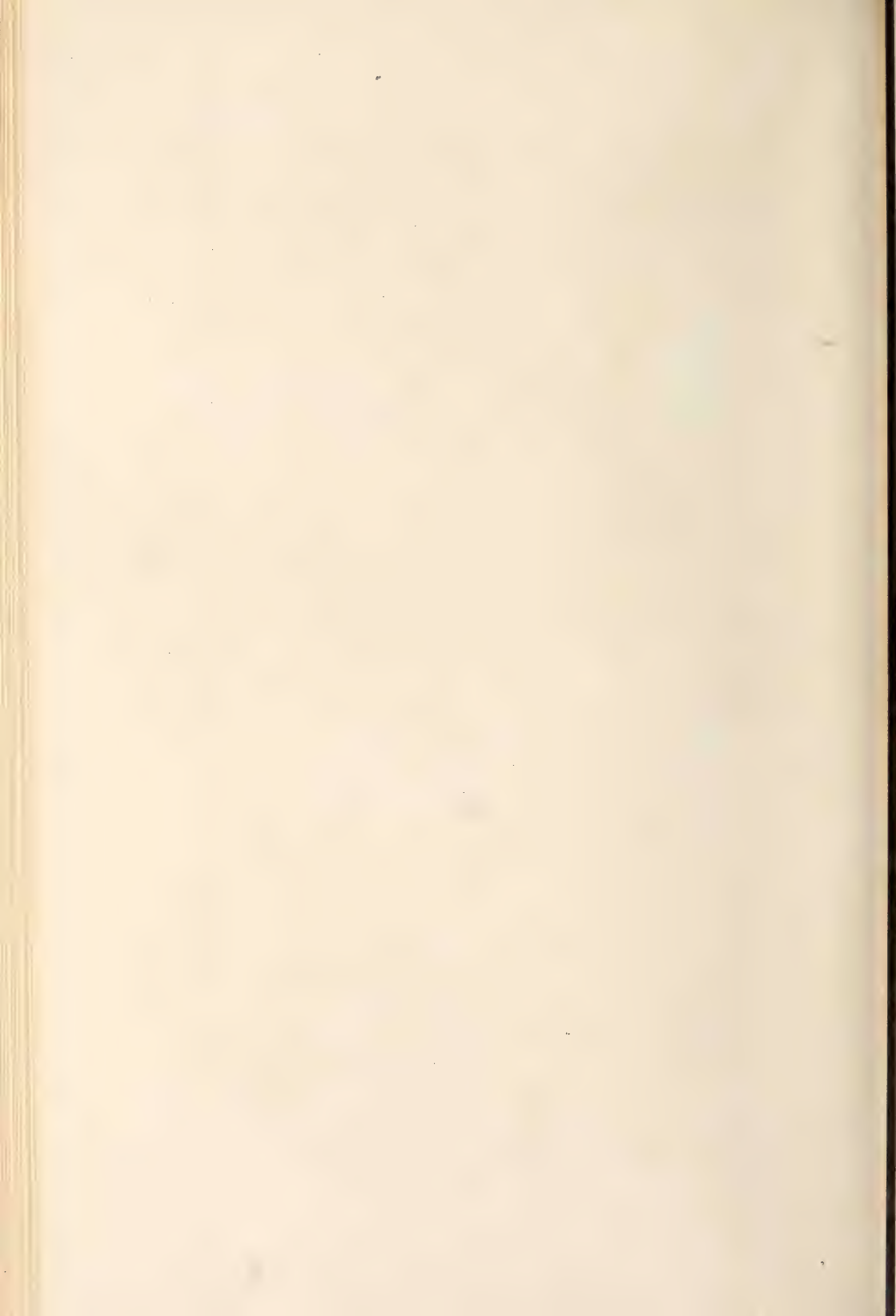
fp

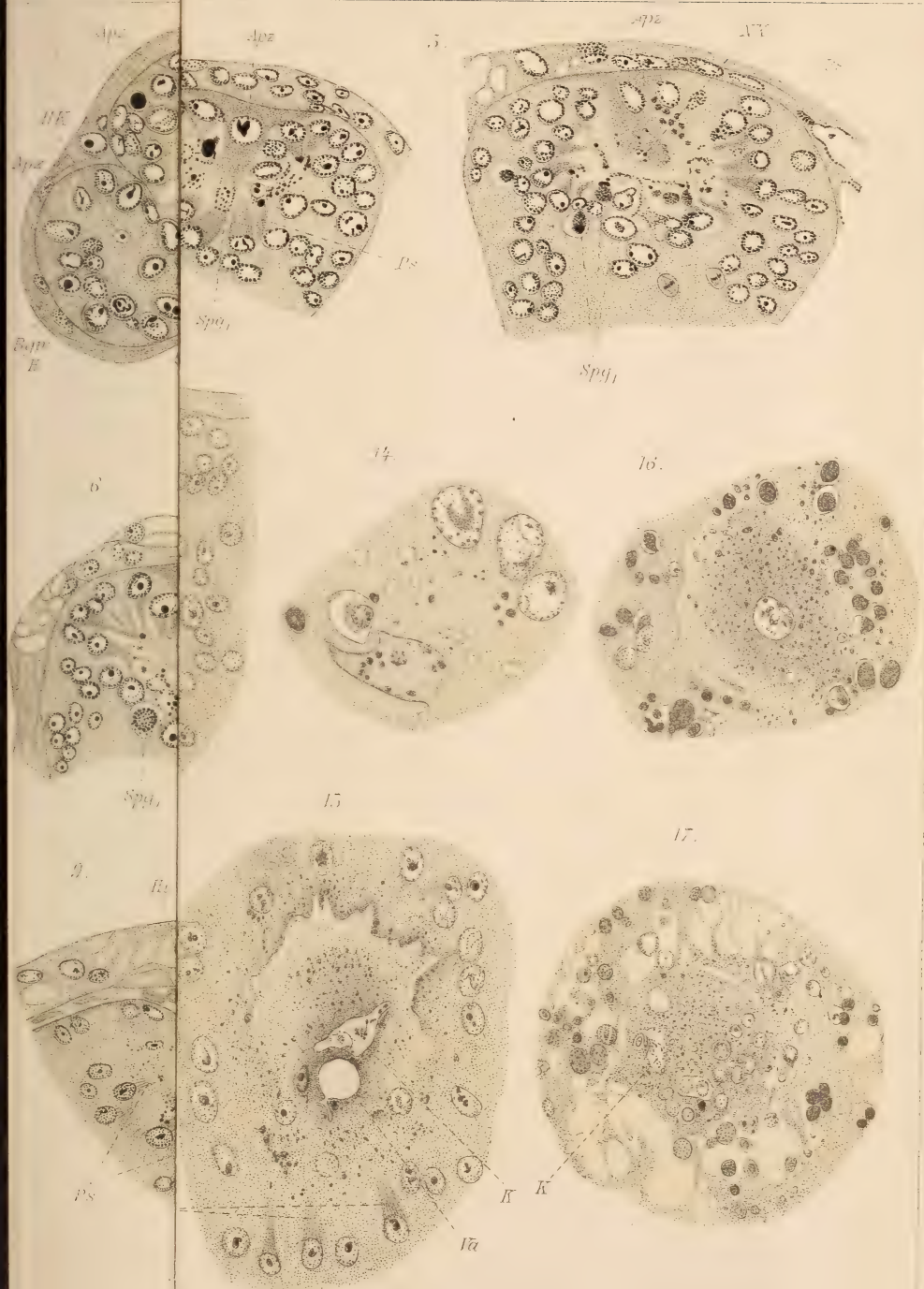
bg

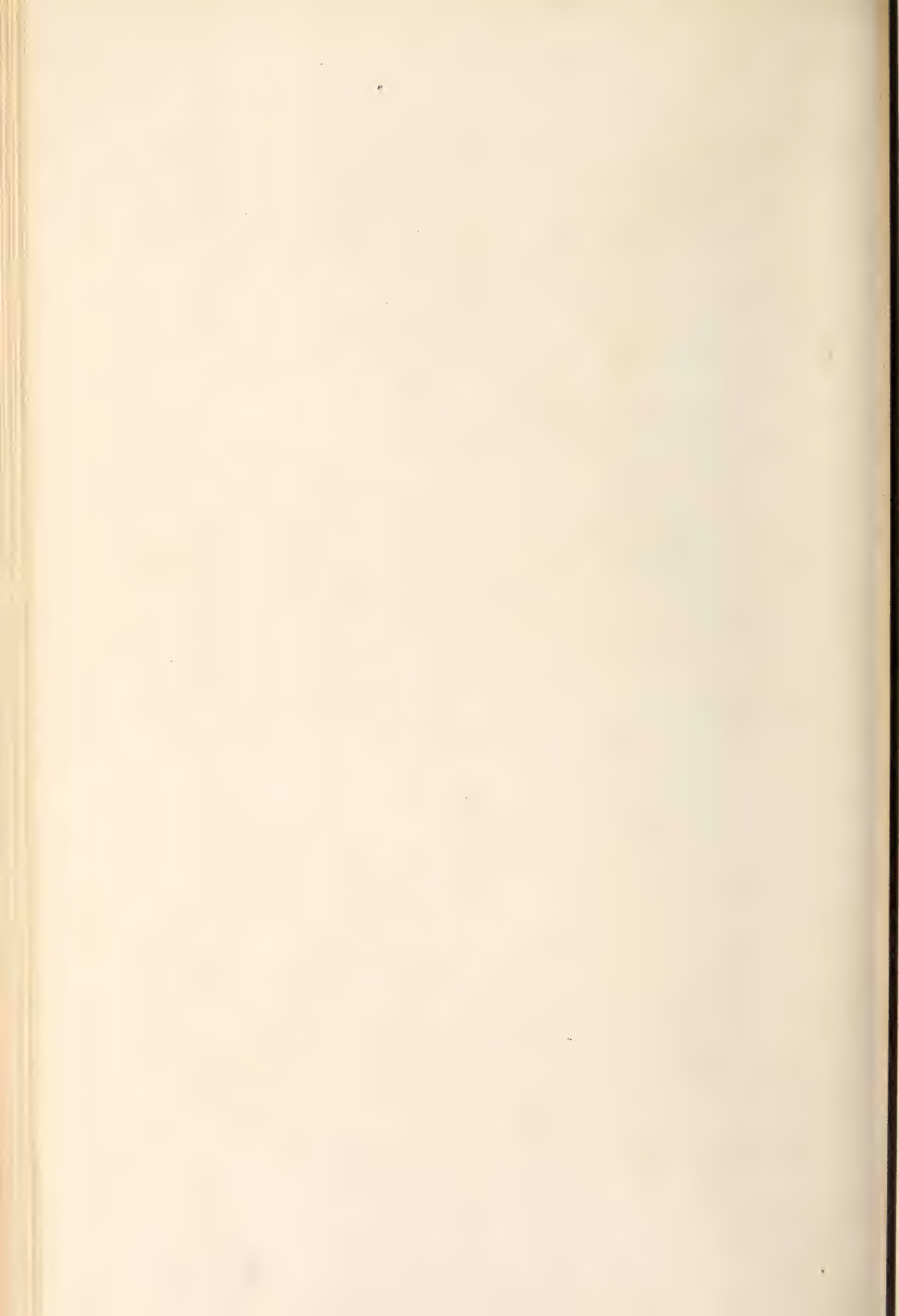
bb

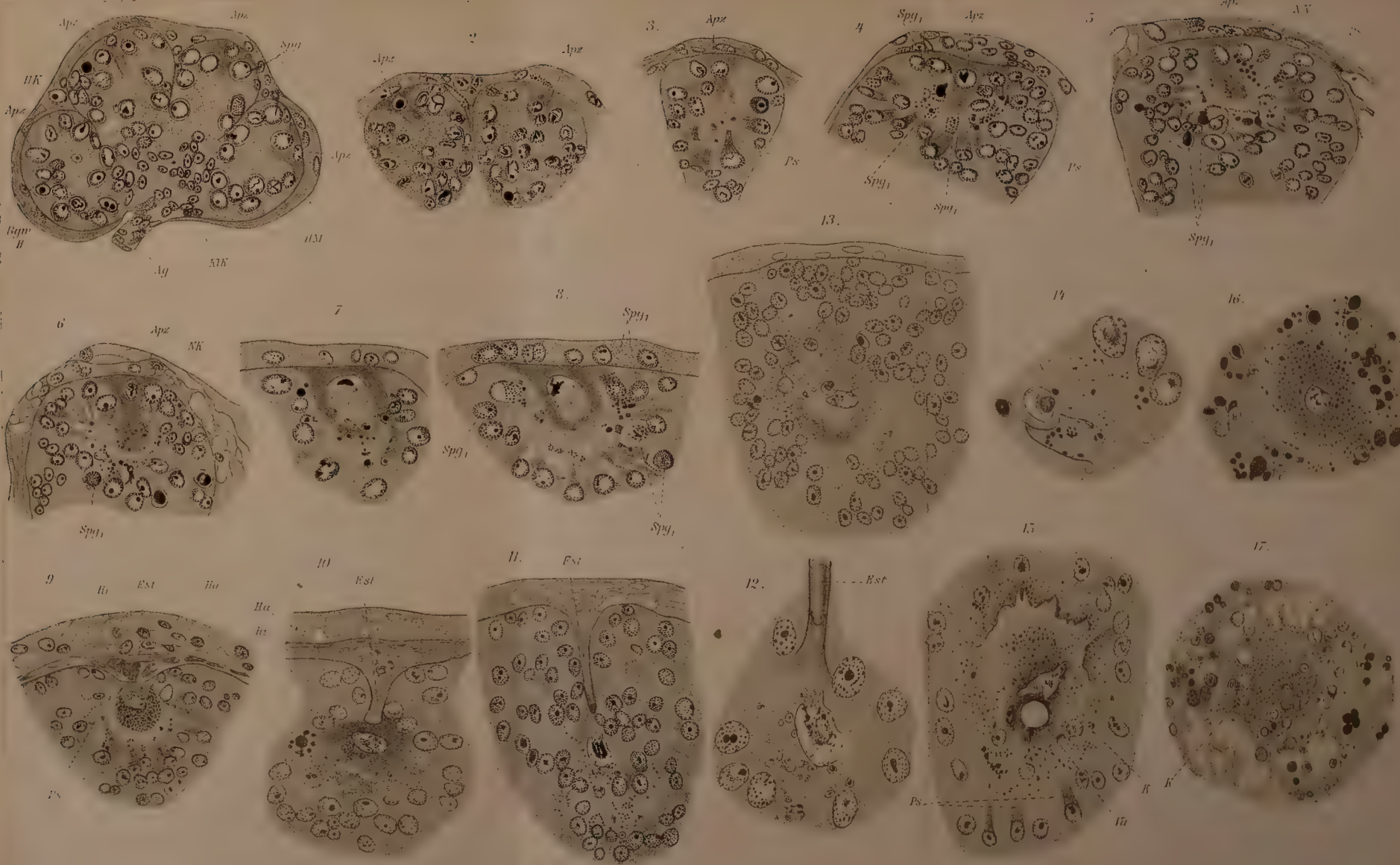


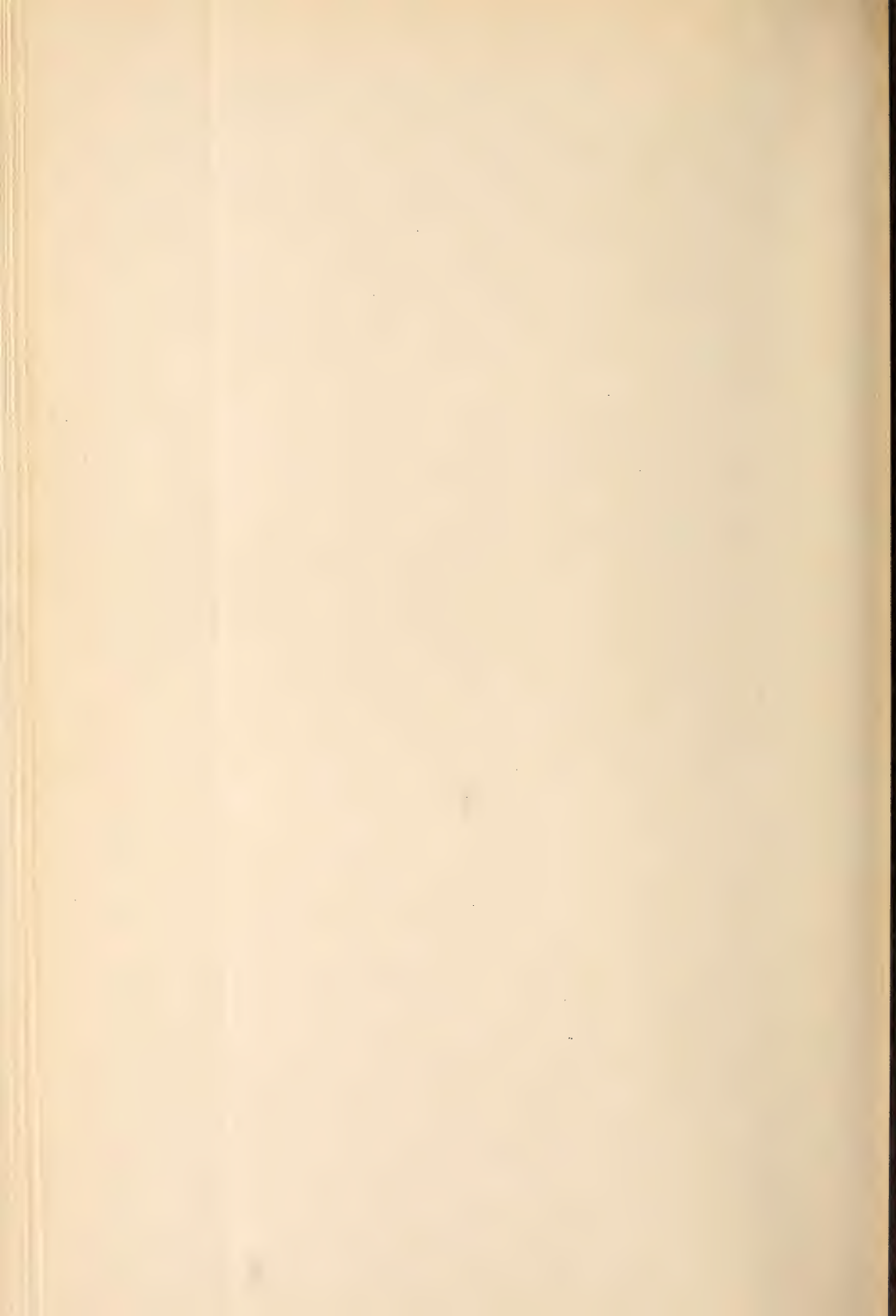


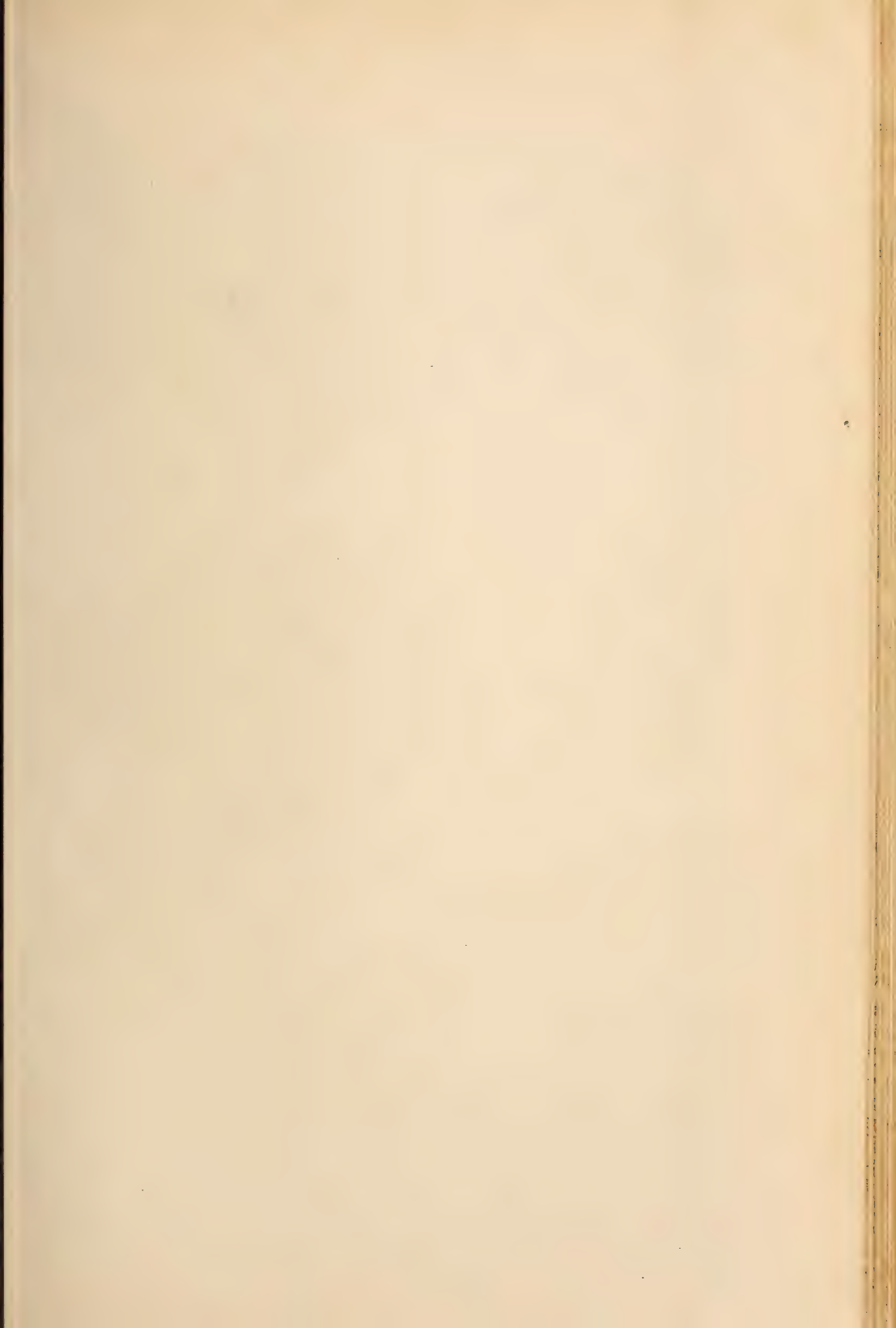


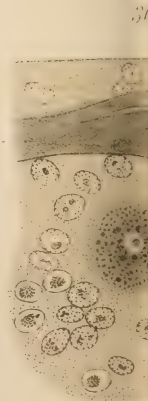
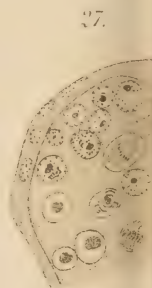


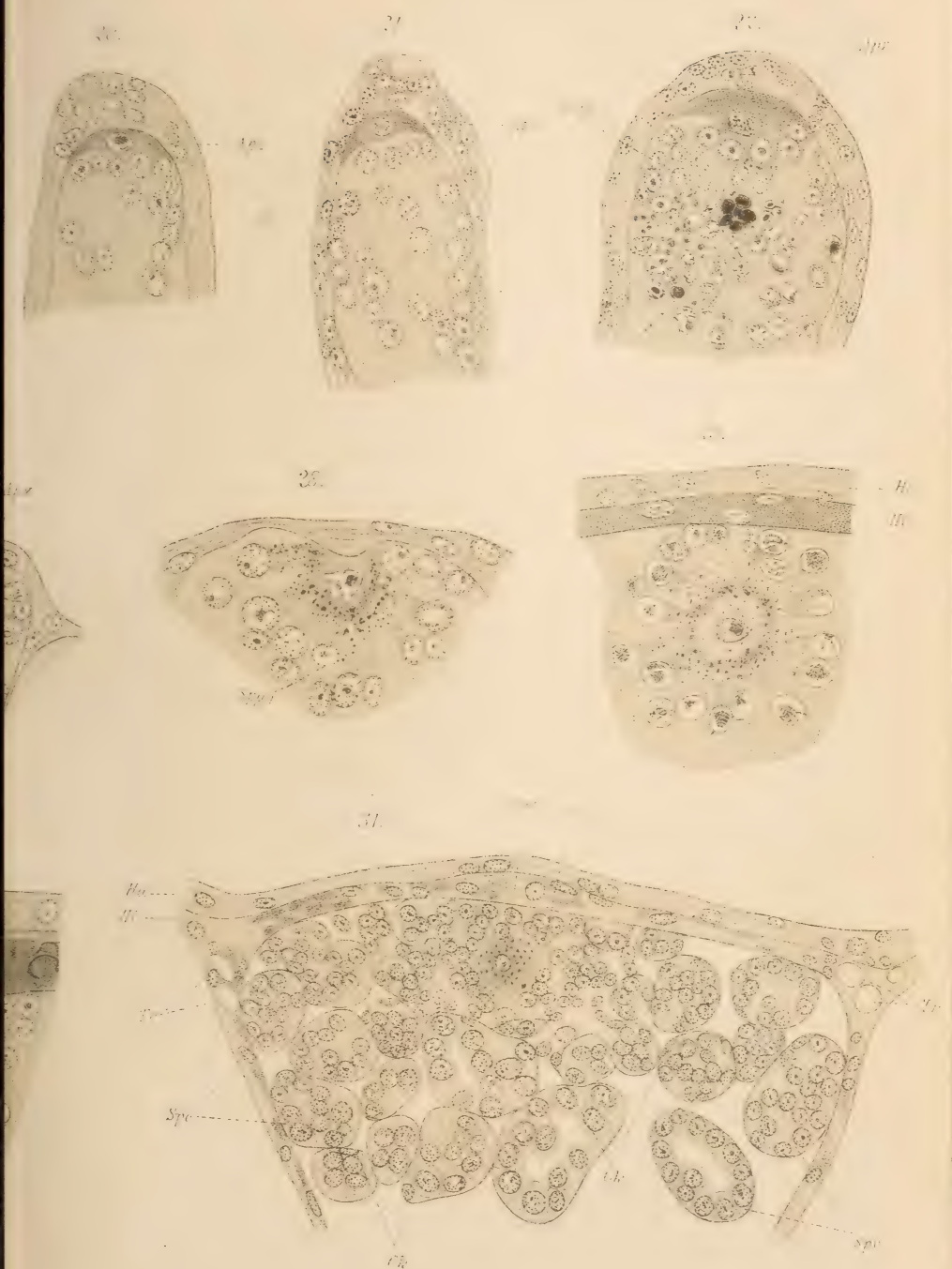


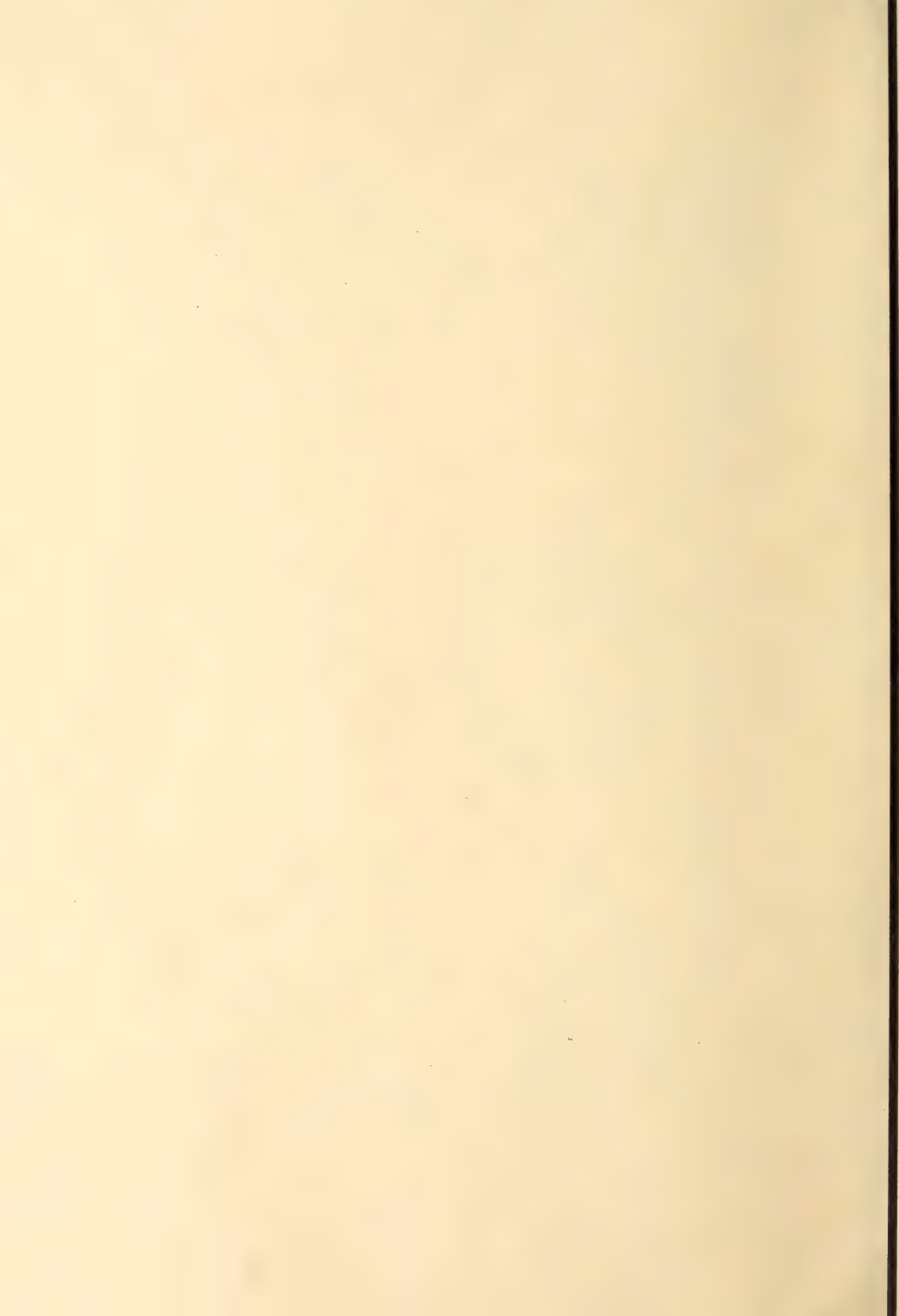


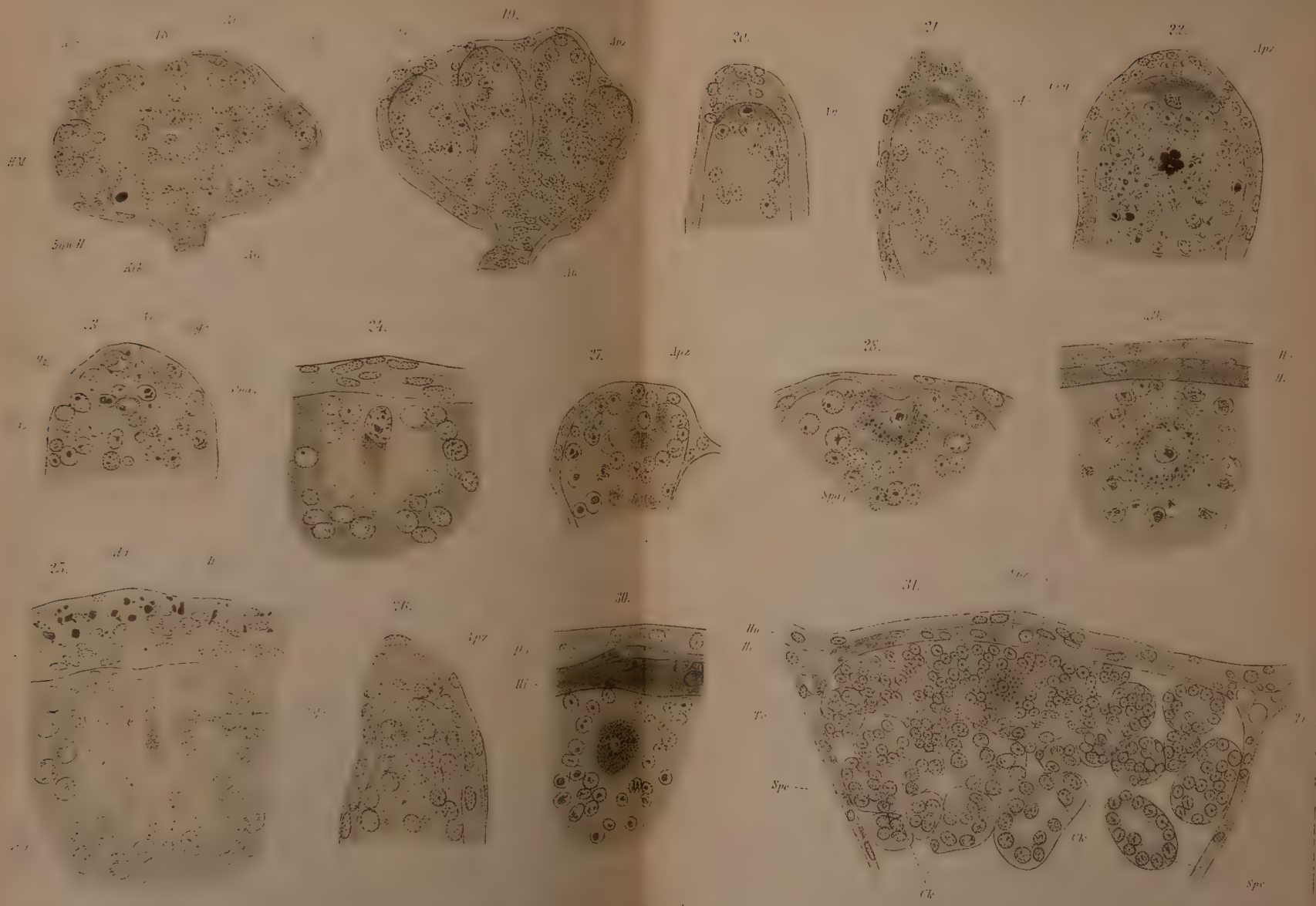


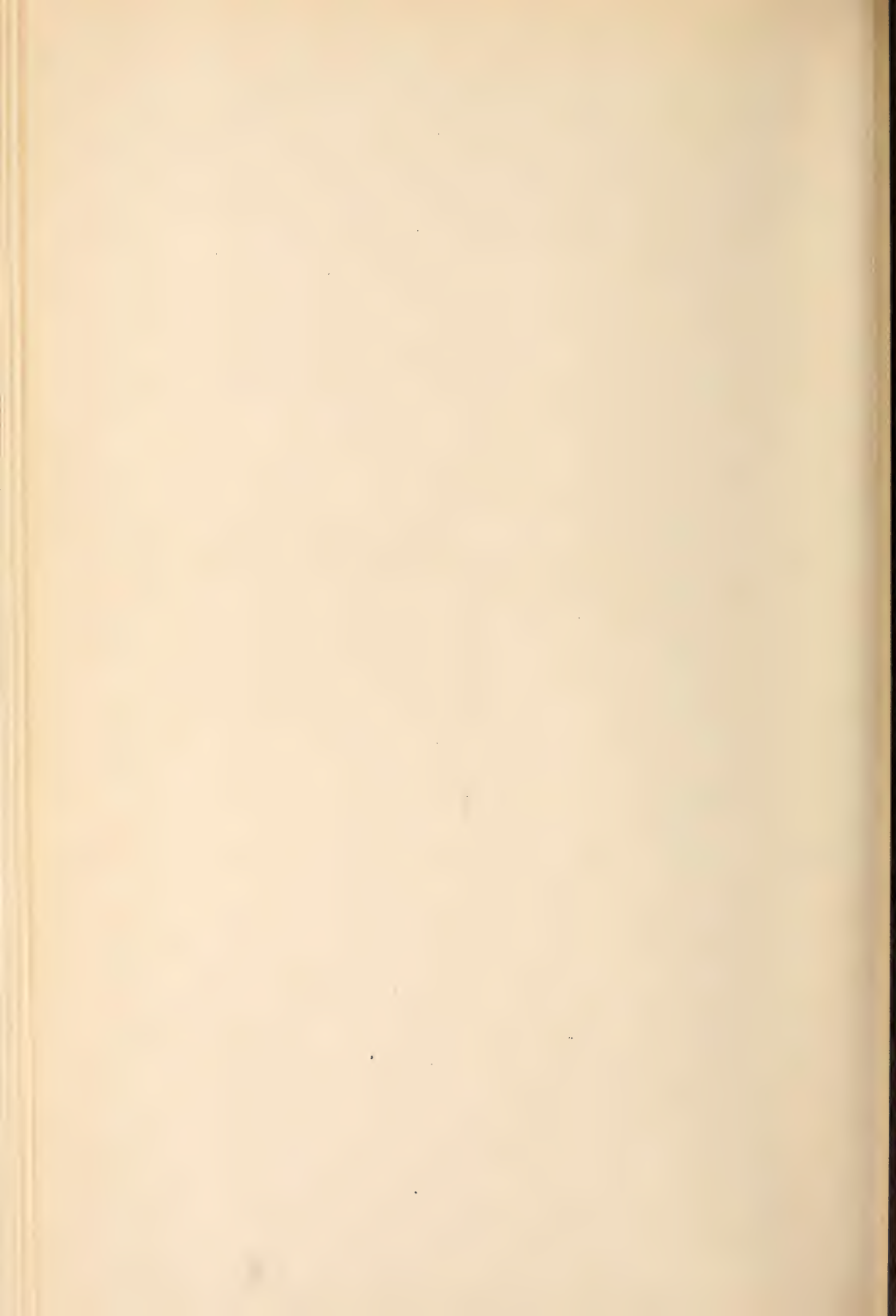












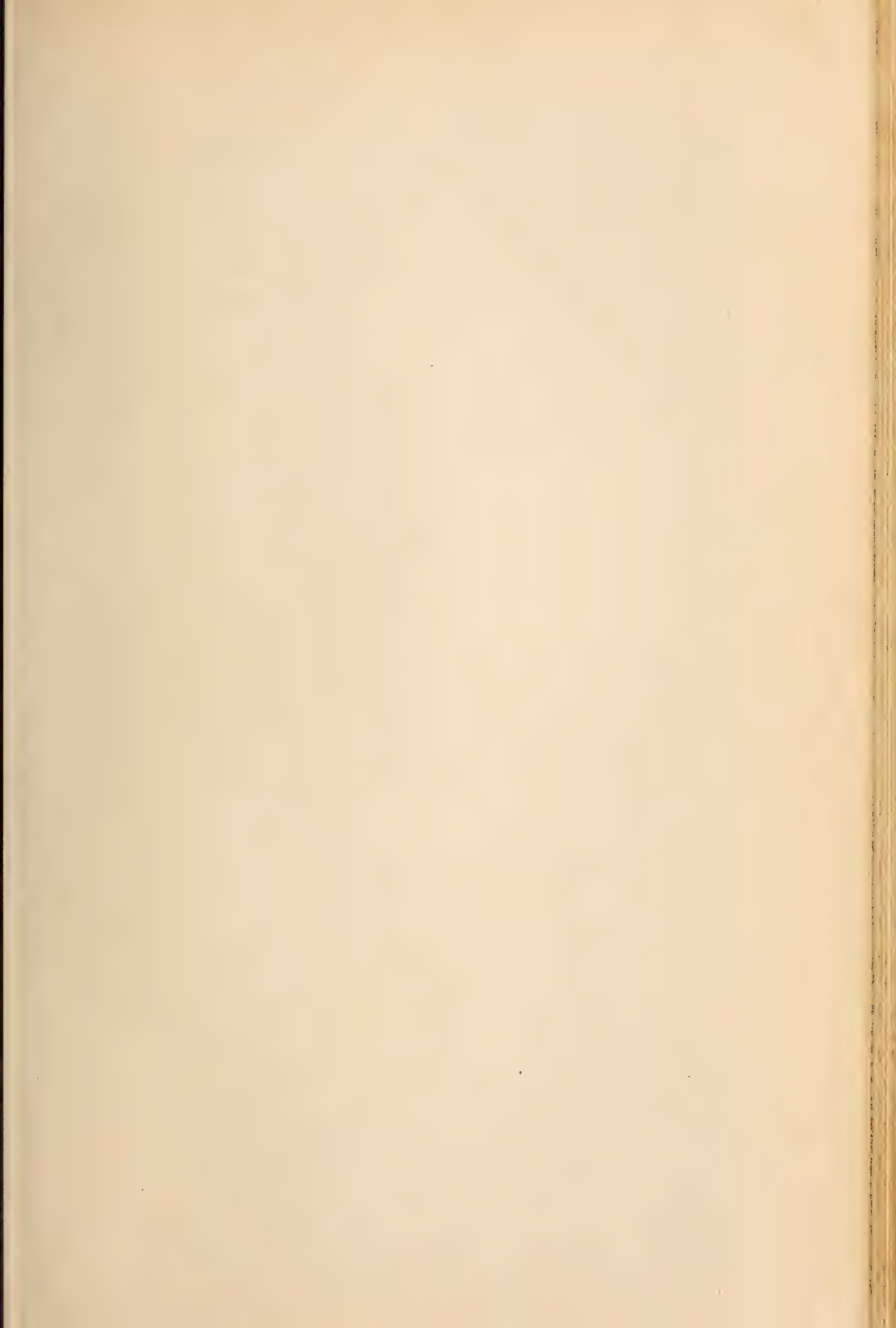


Fig. 32.



Fig. 33.



Fig. 37.



Fig. 36.



Fig. 35.



Fig. 34.

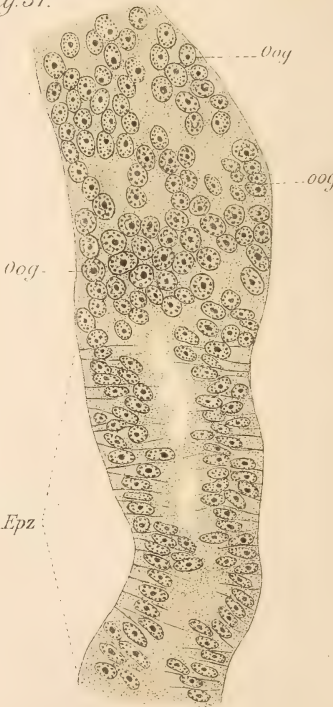


Fig. 38.

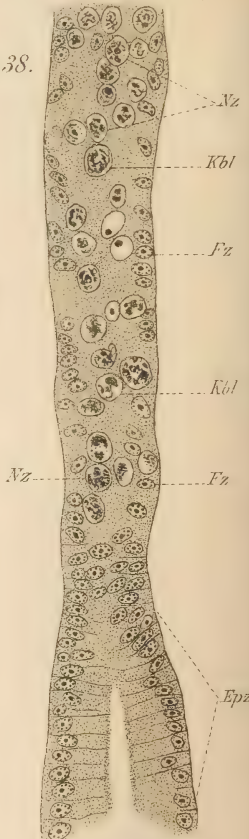


Fig. 39.

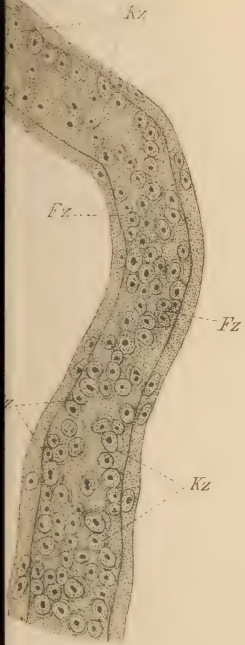


Fig. 41.

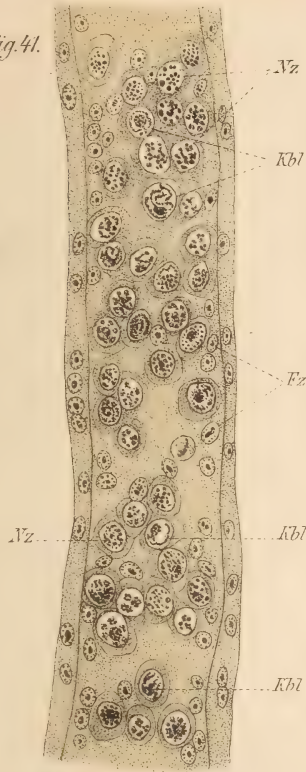


Fig. 43.

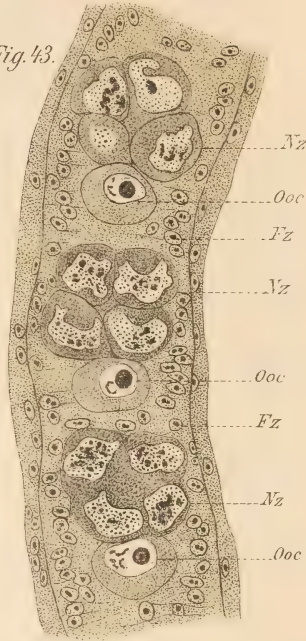


Fig. 44.



Fig. 42.

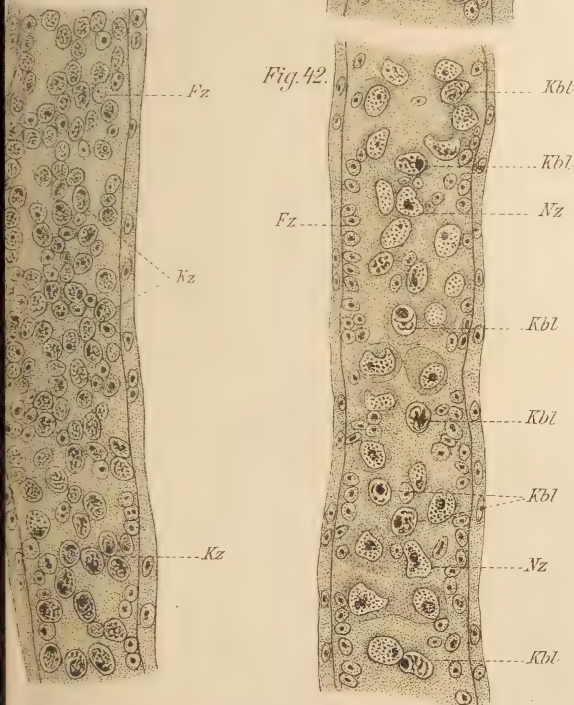
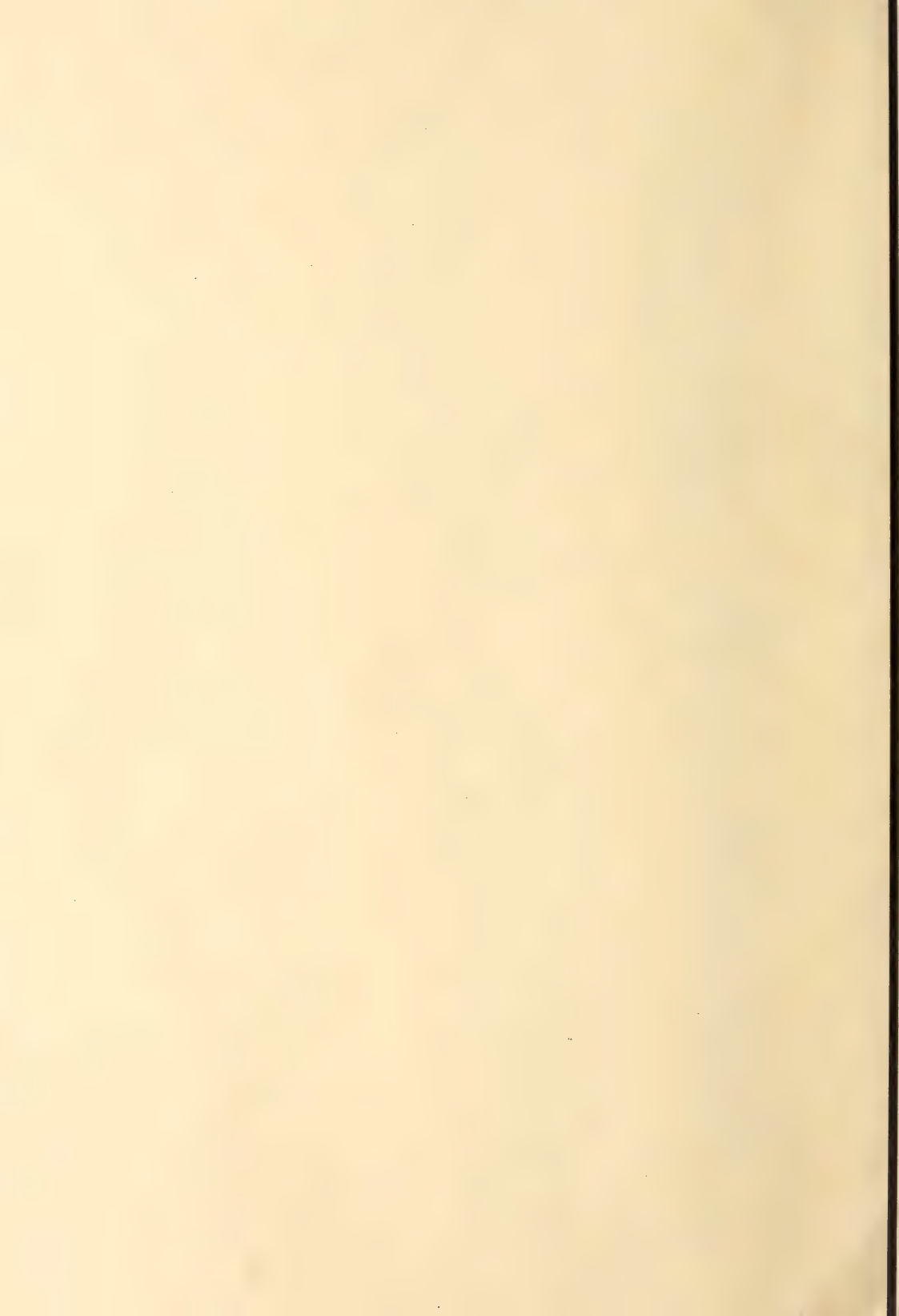
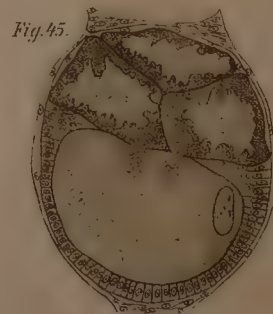
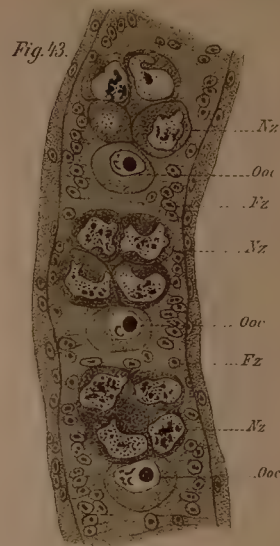
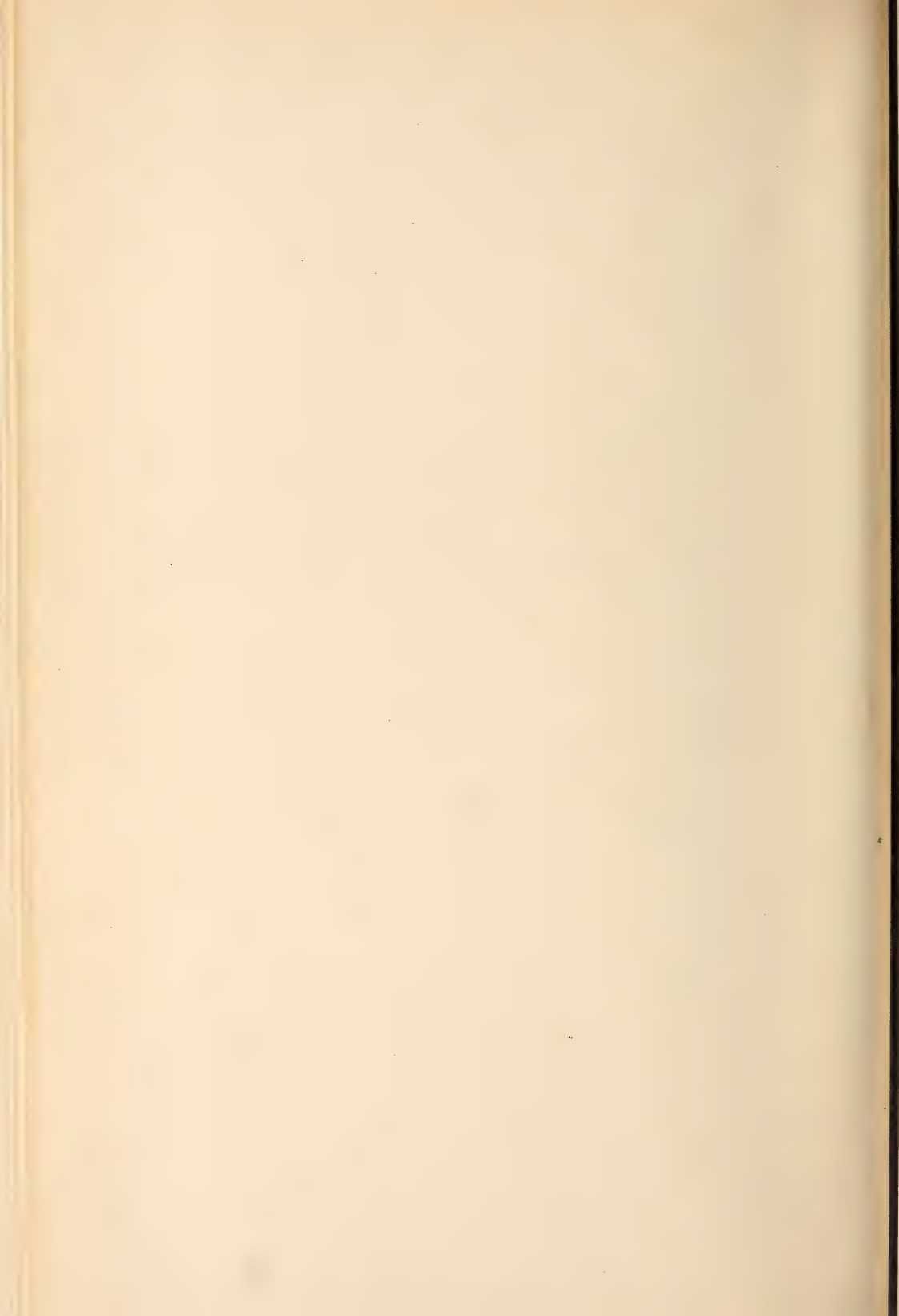


Fig. 45.

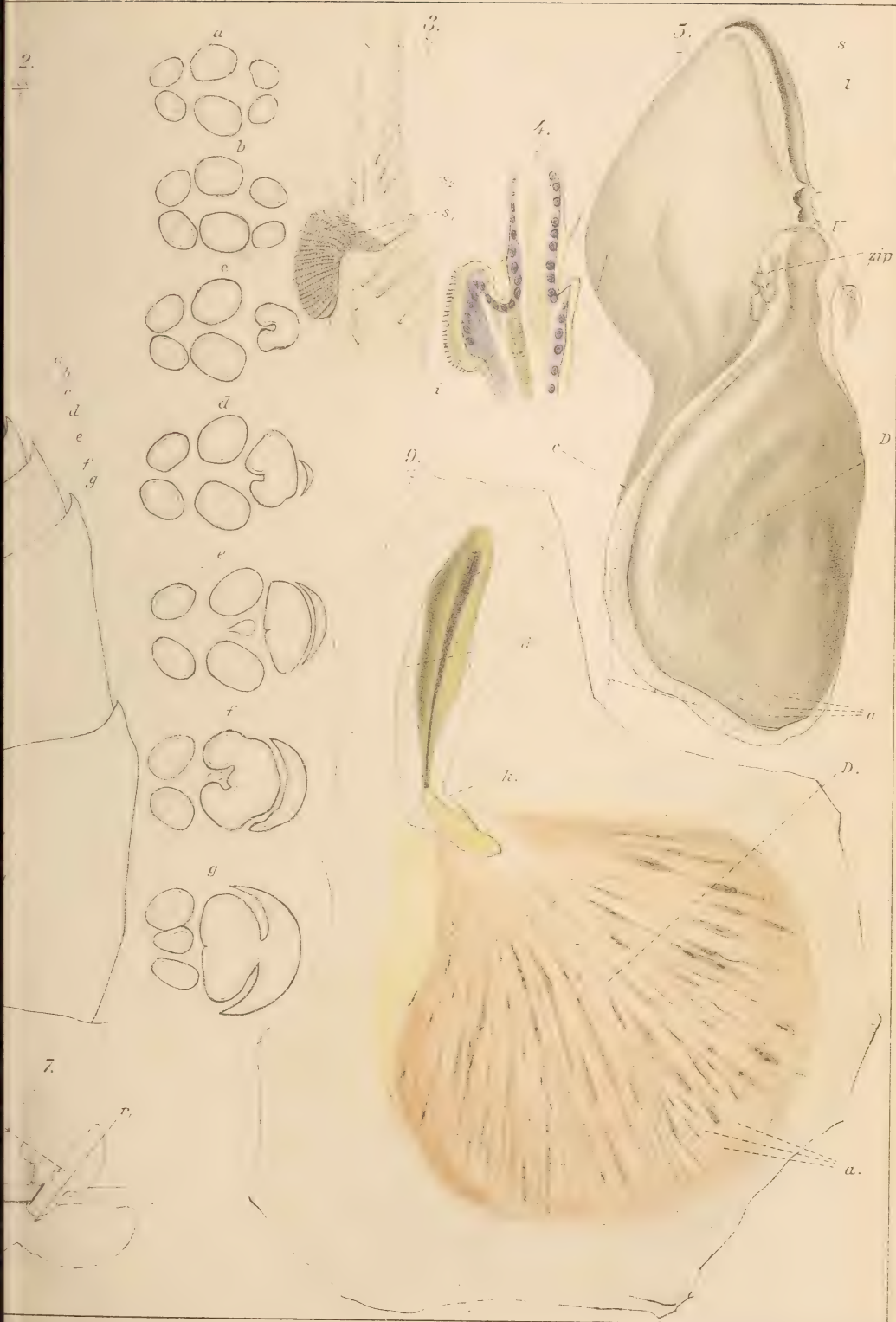


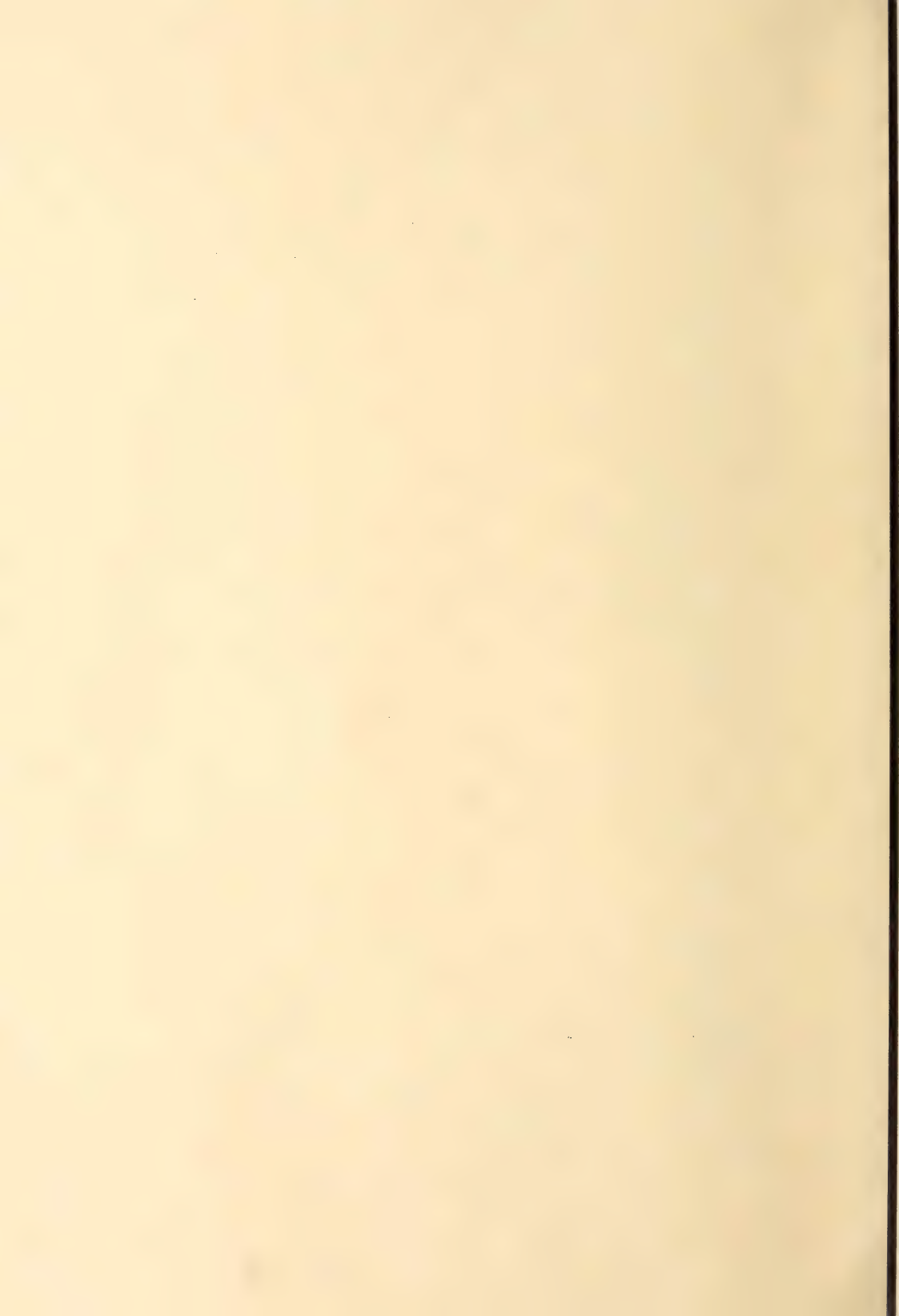


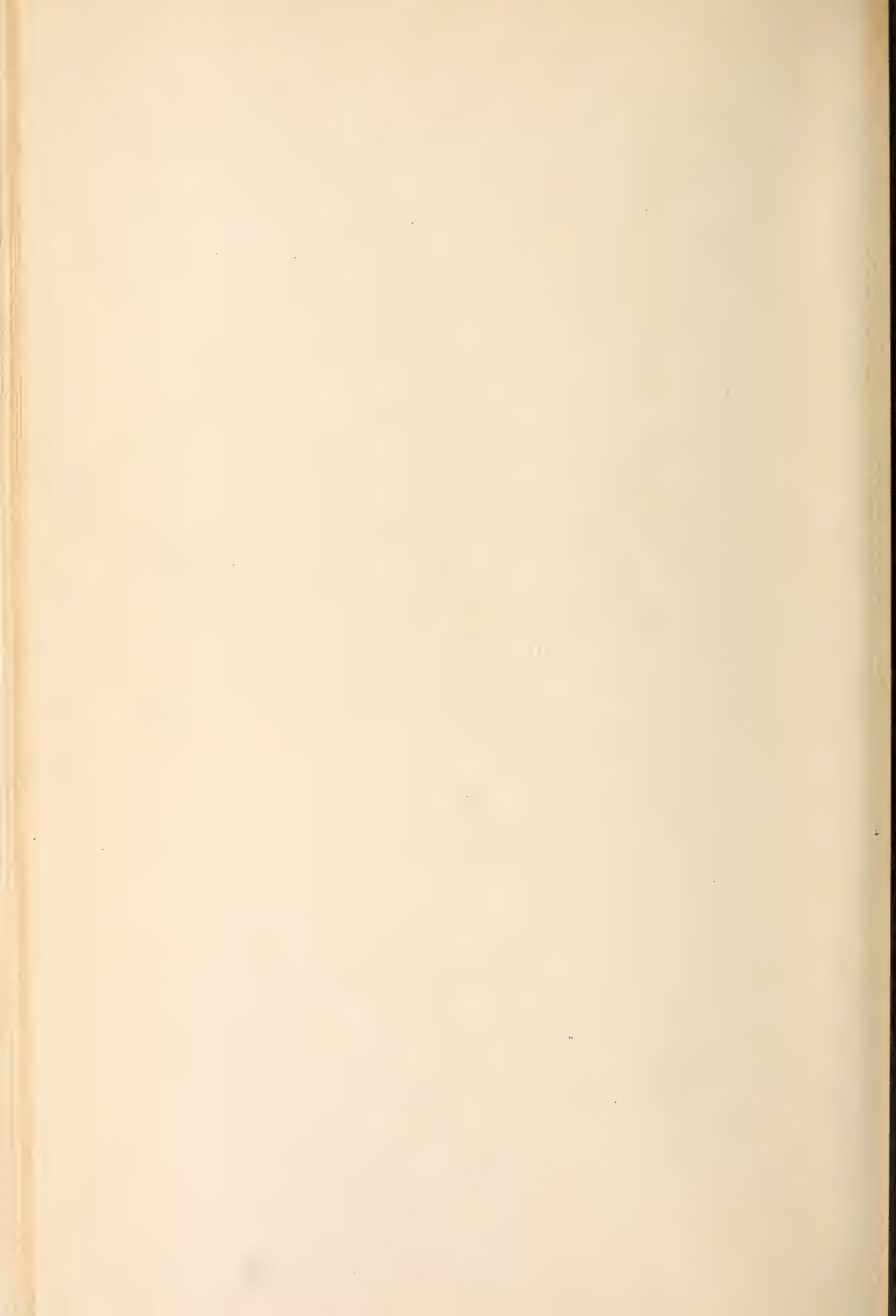


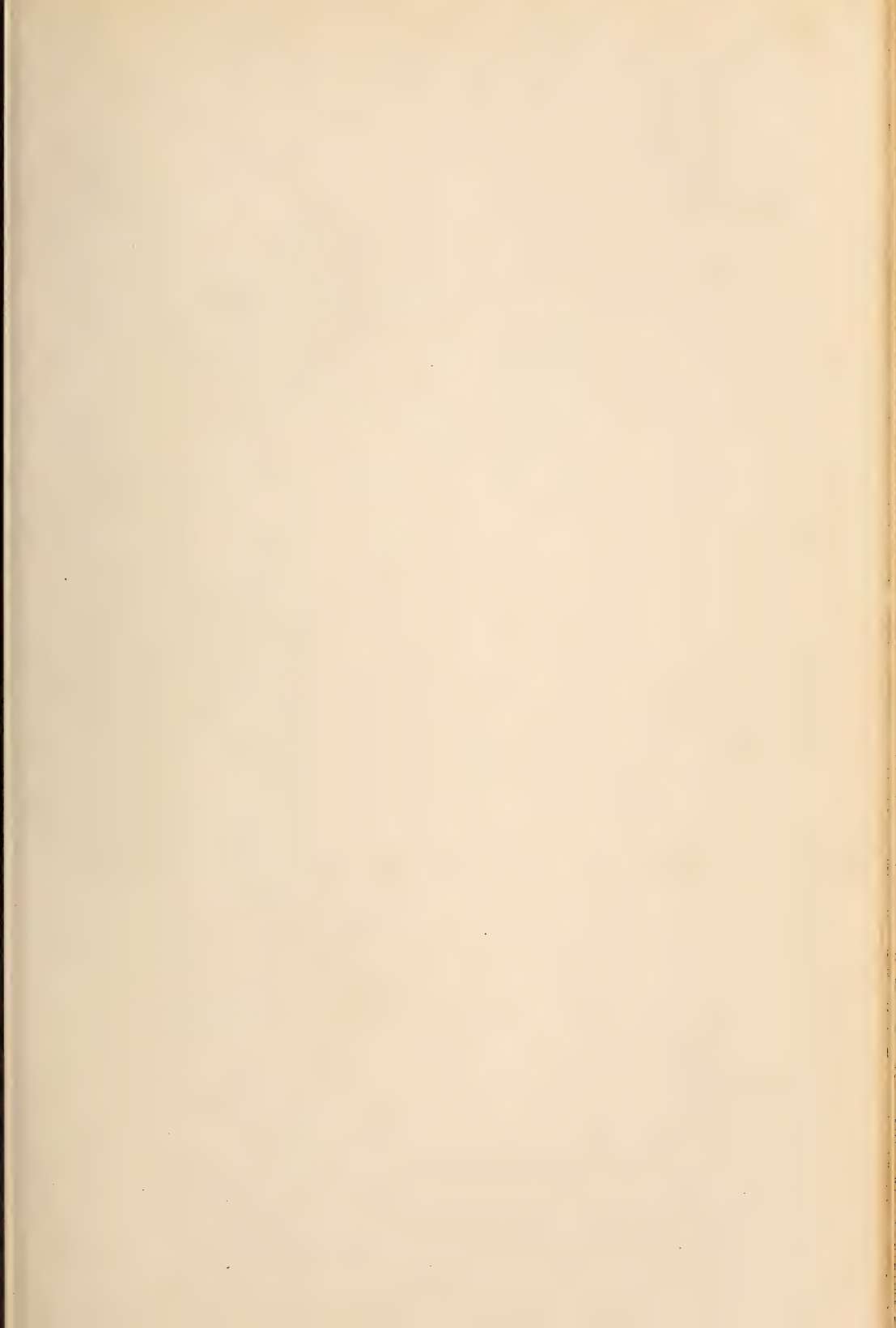


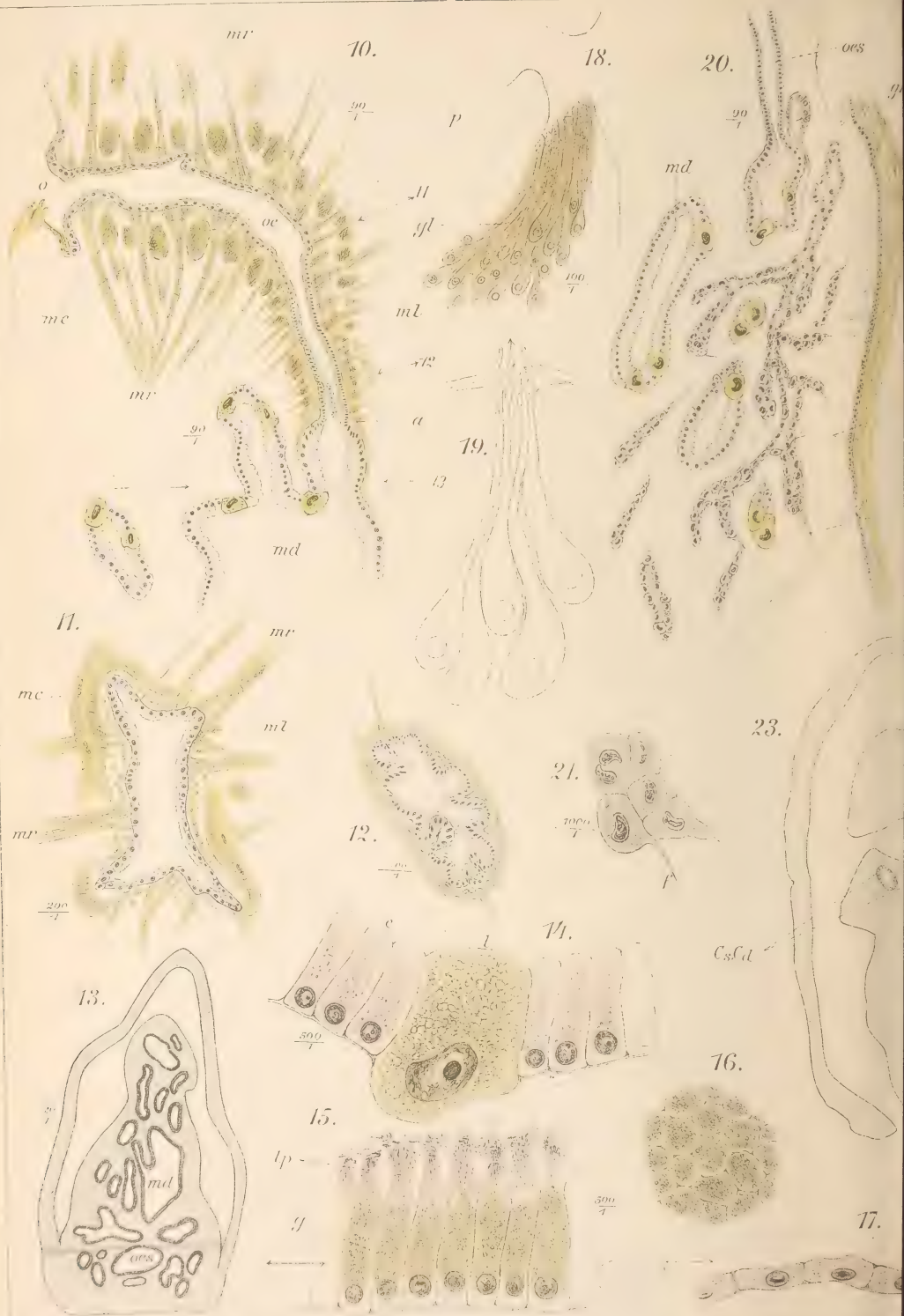




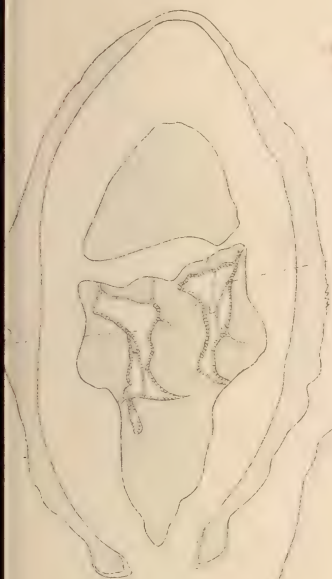








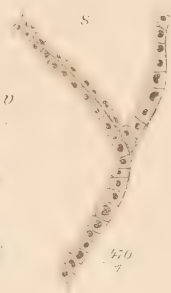
22.



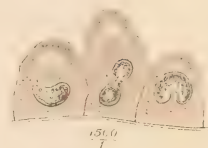
24.



25.



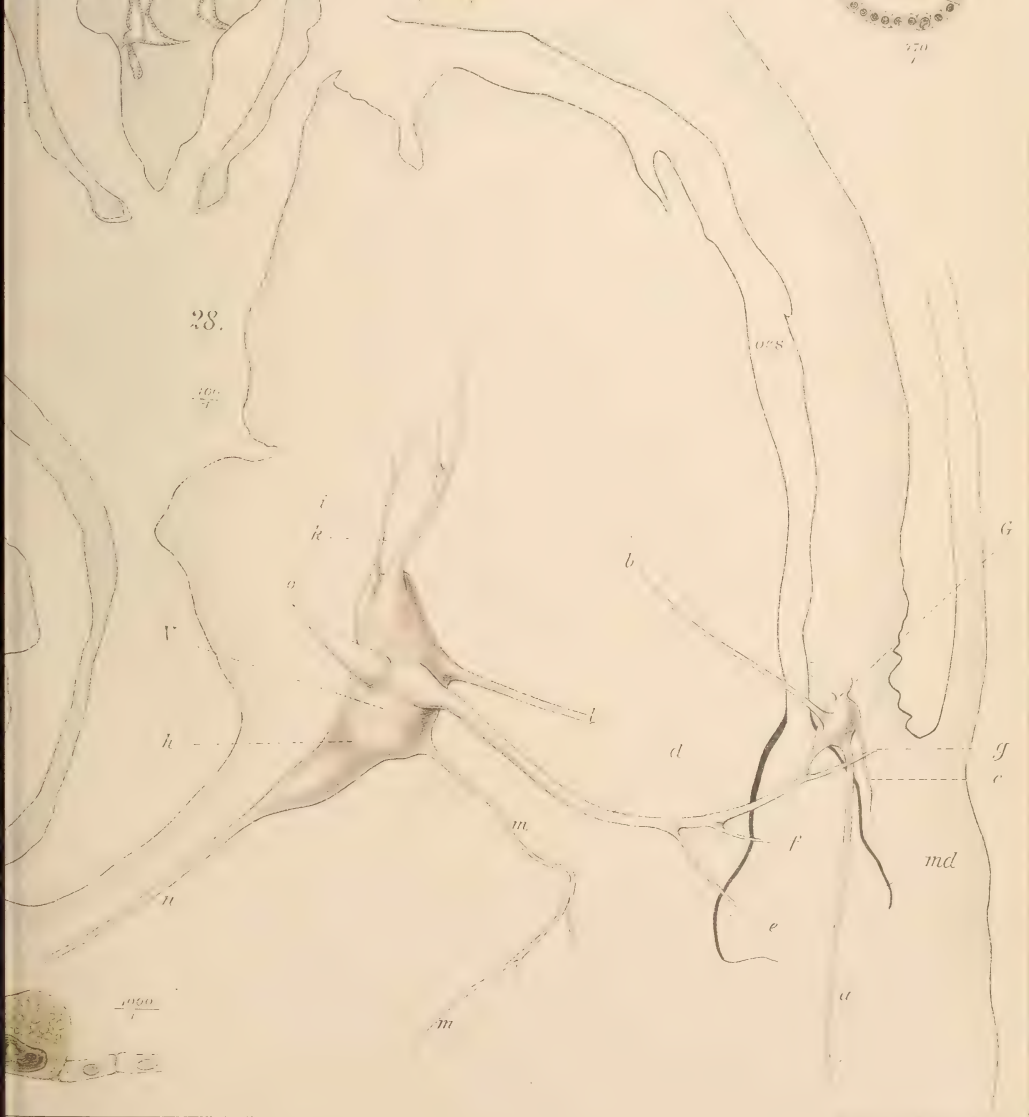
26.

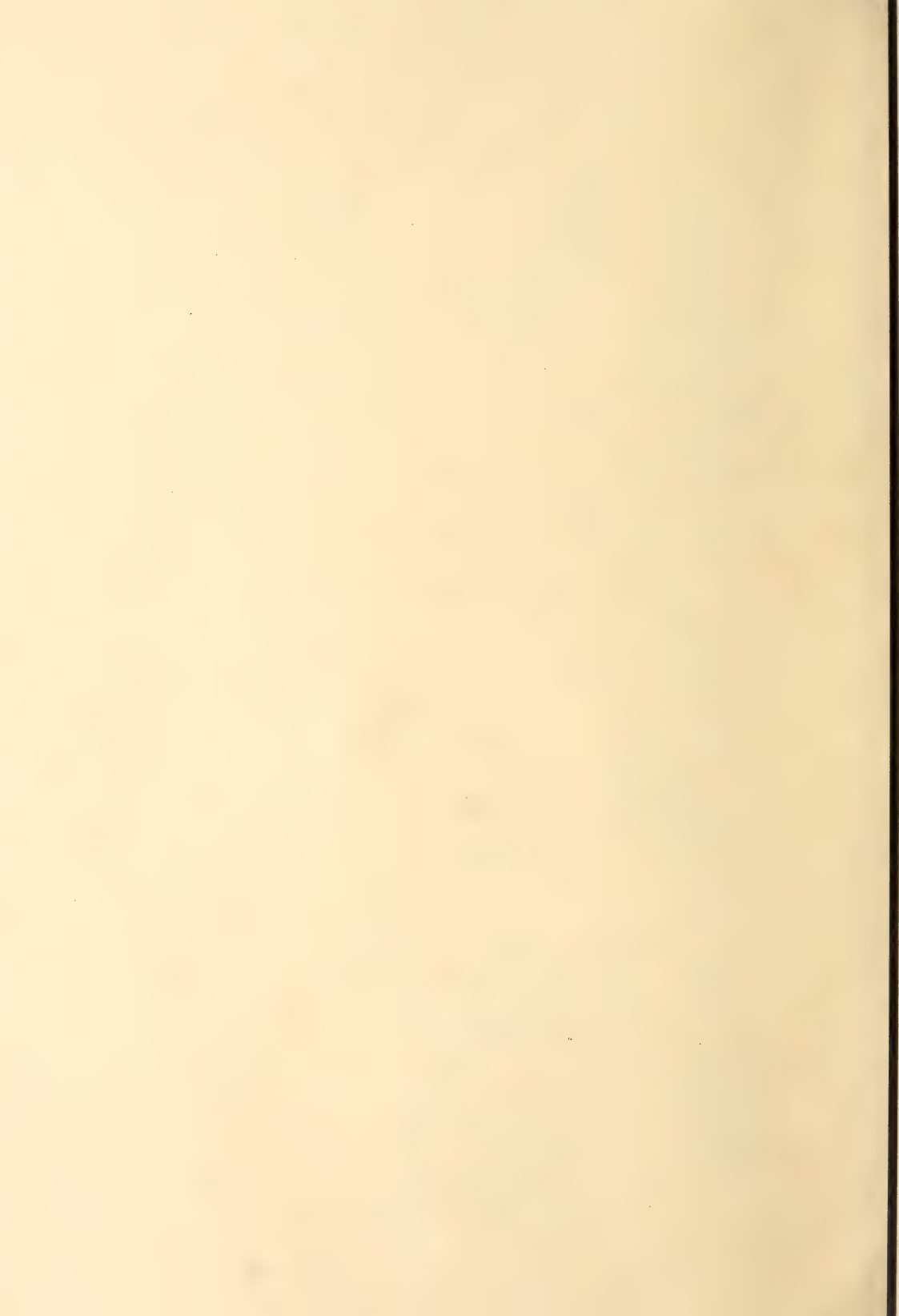


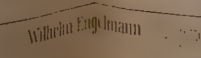
27.

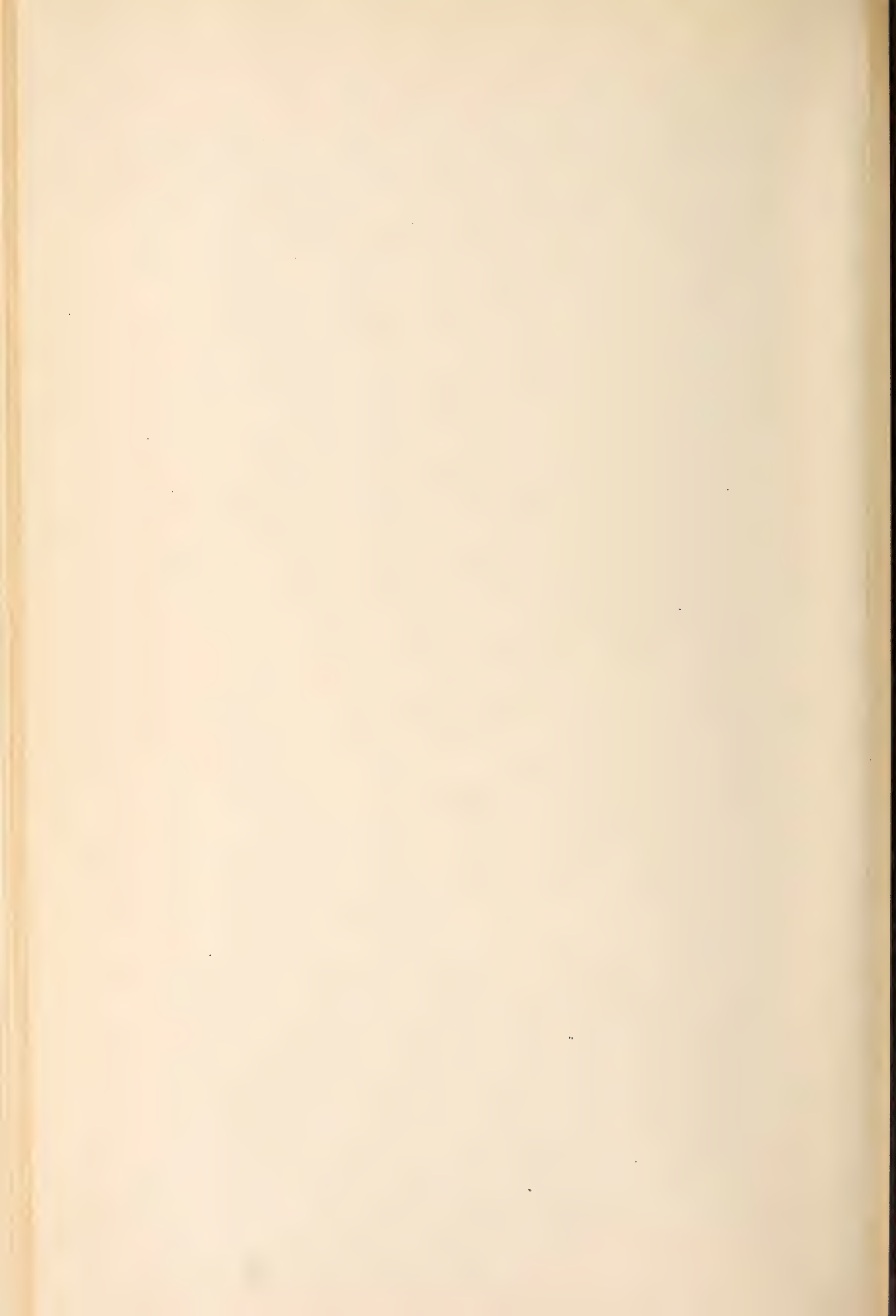


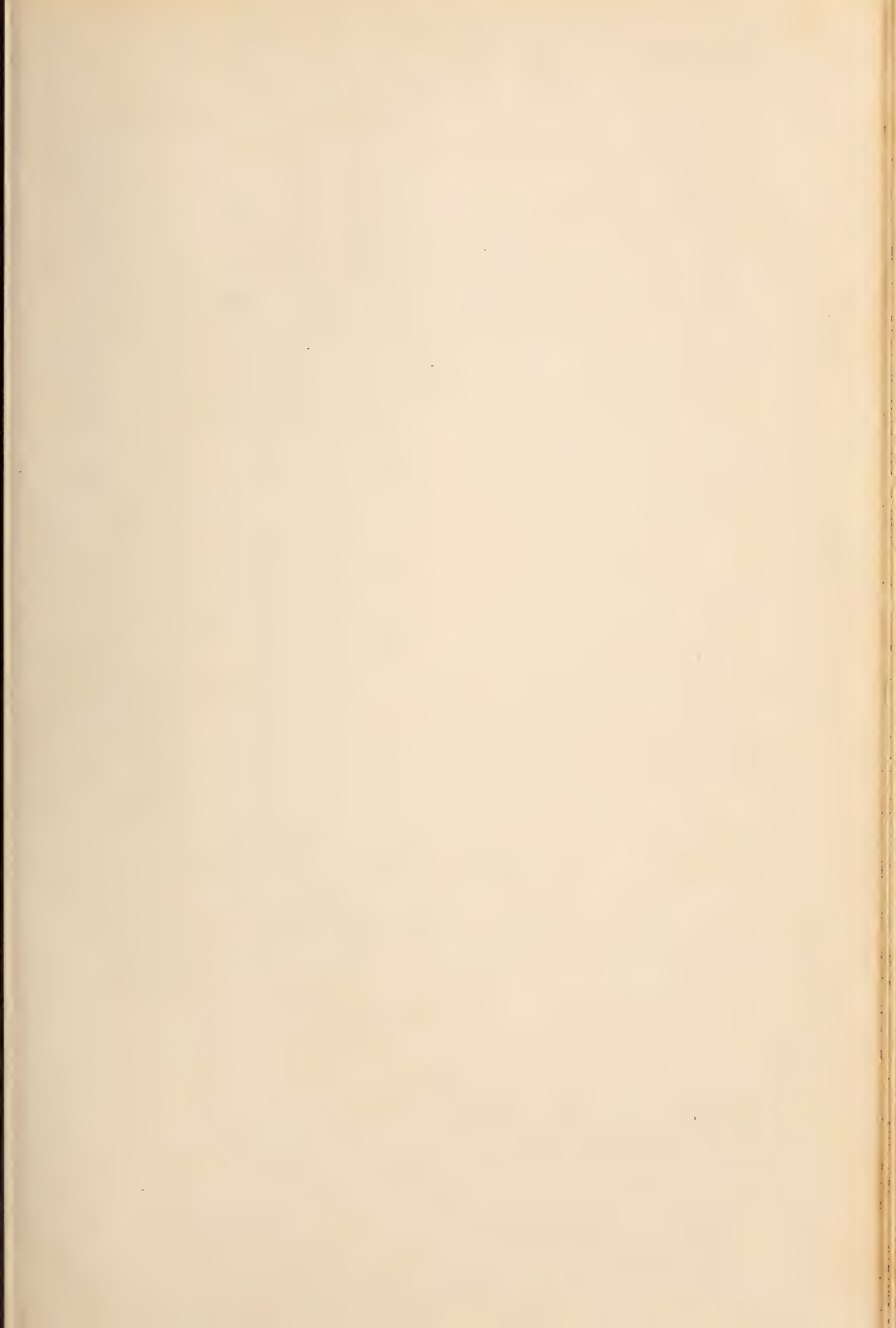
28.

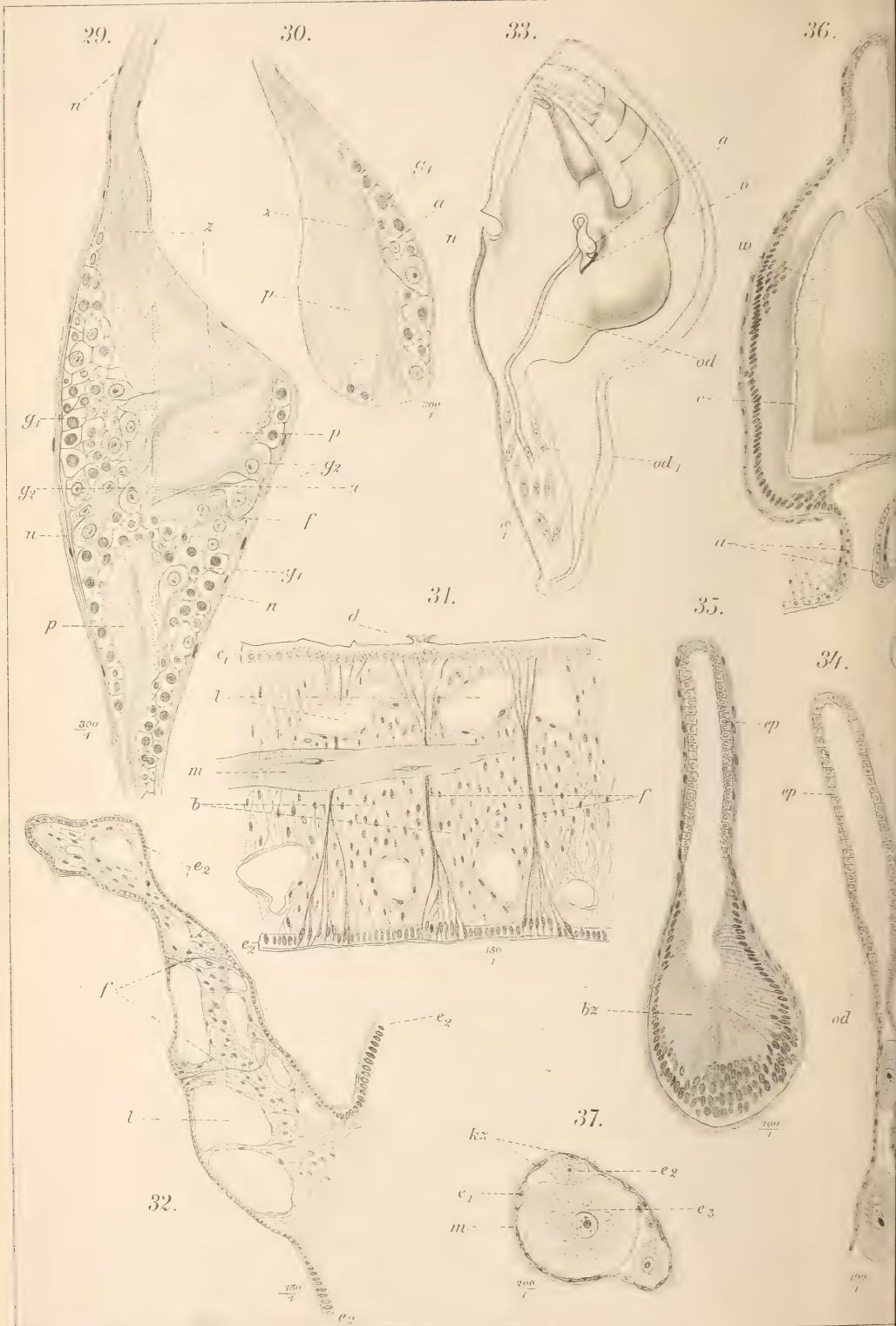


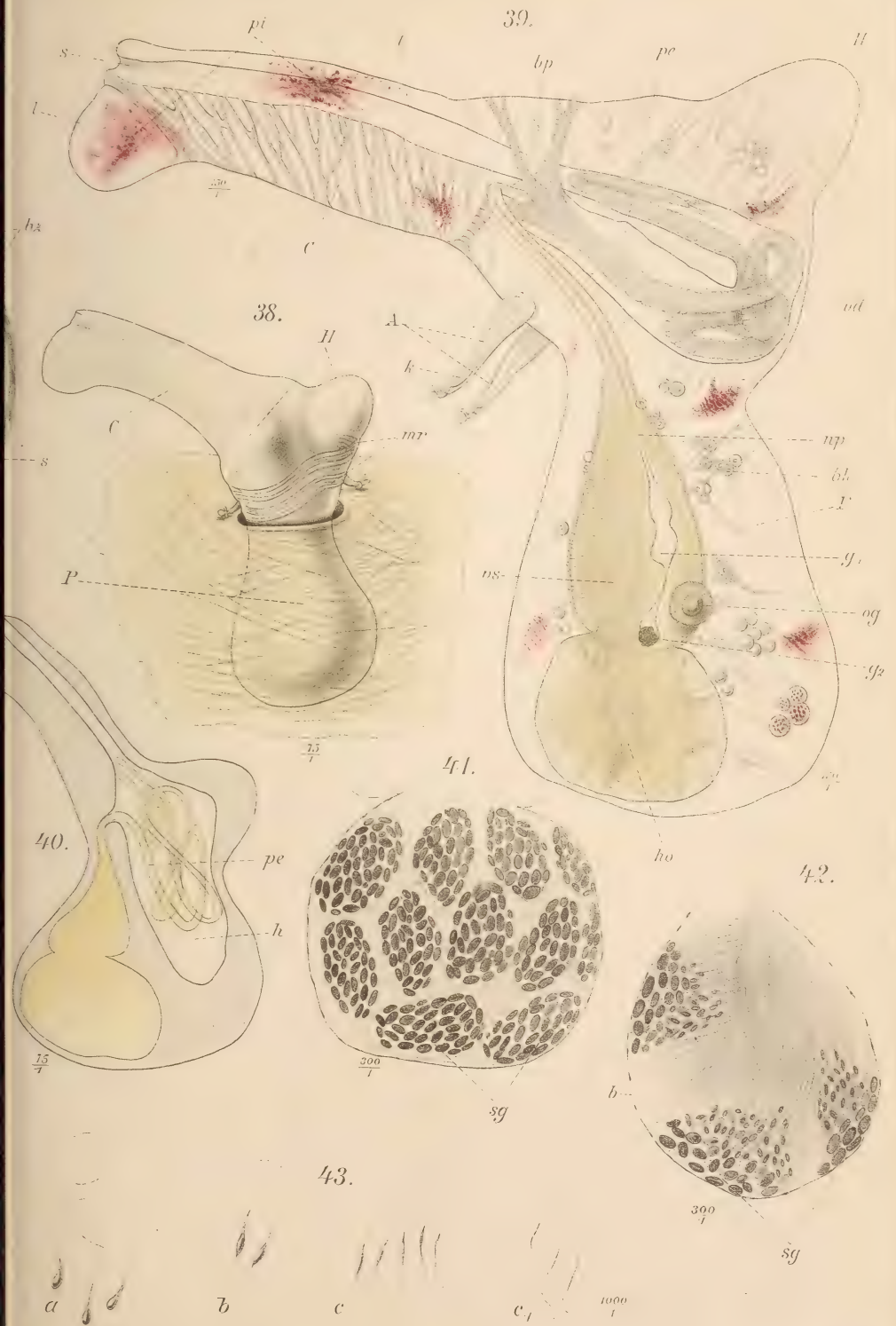


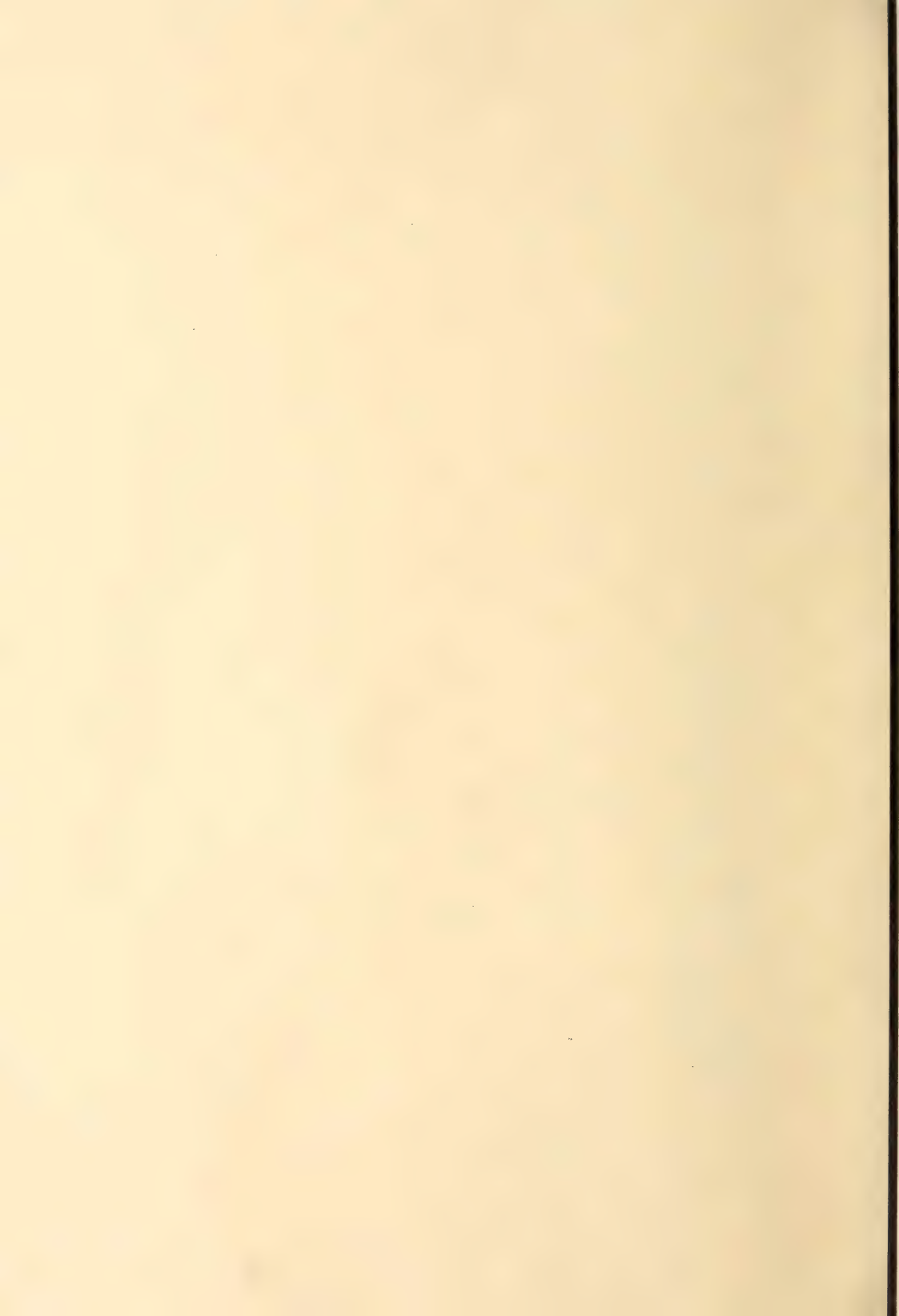


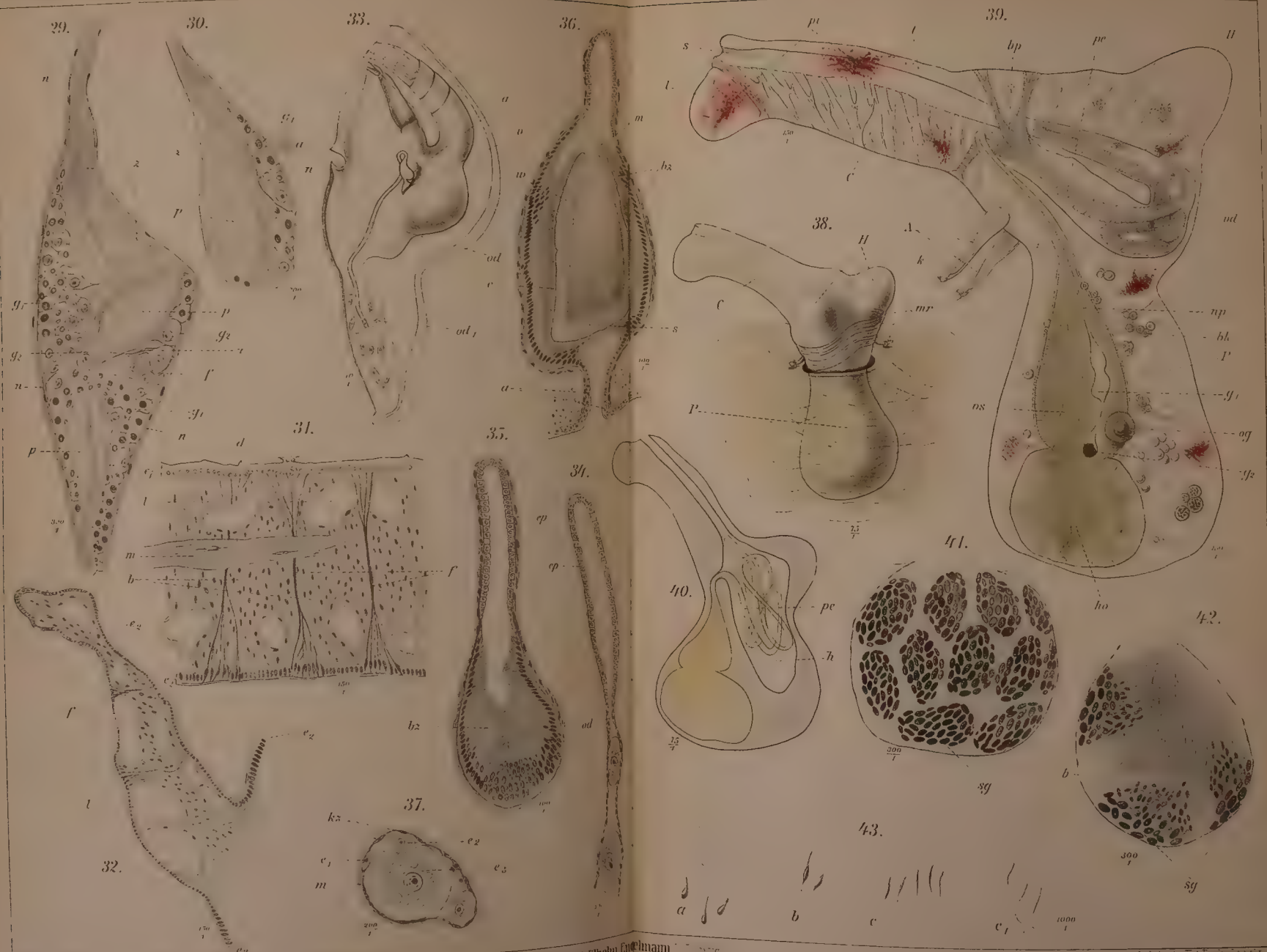




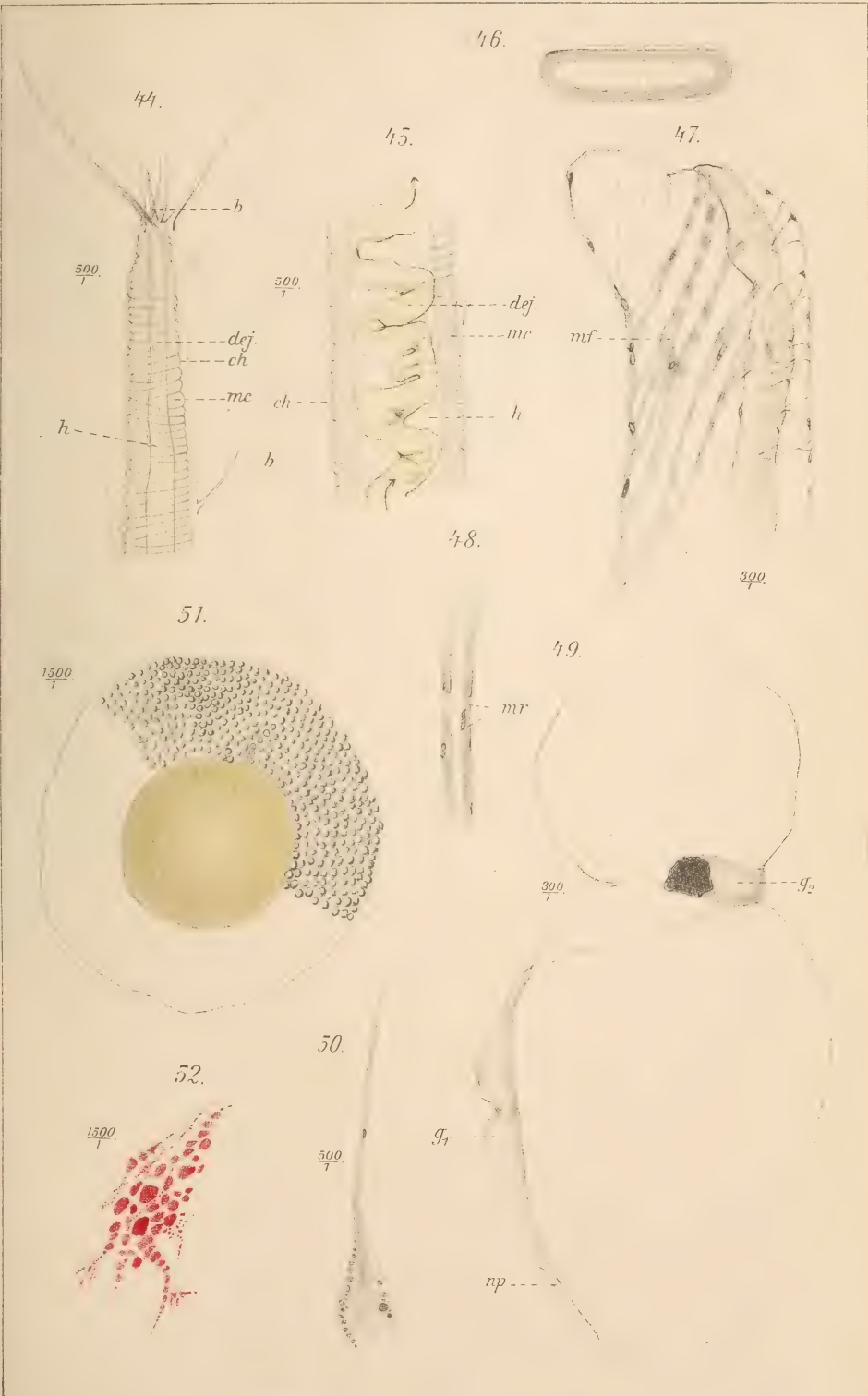


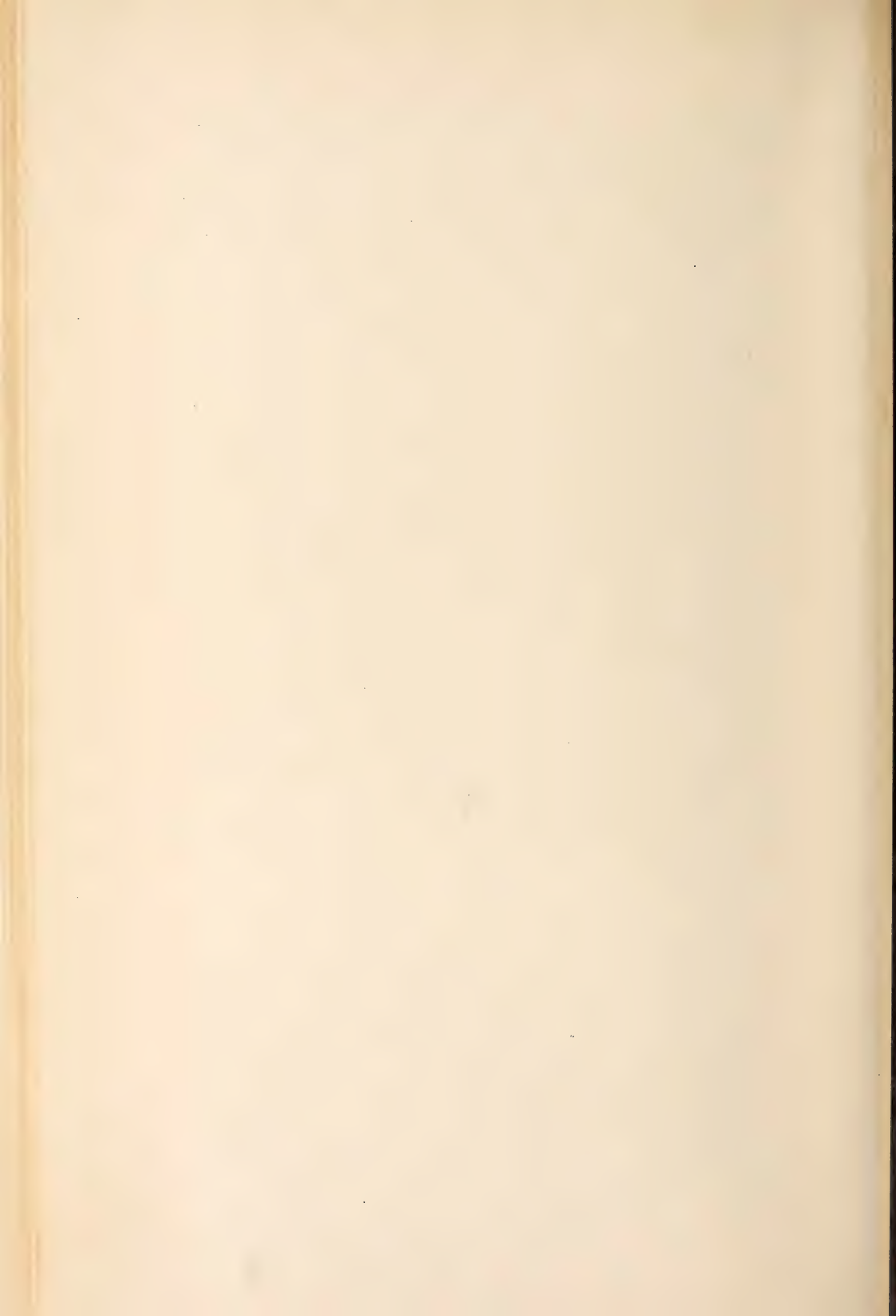






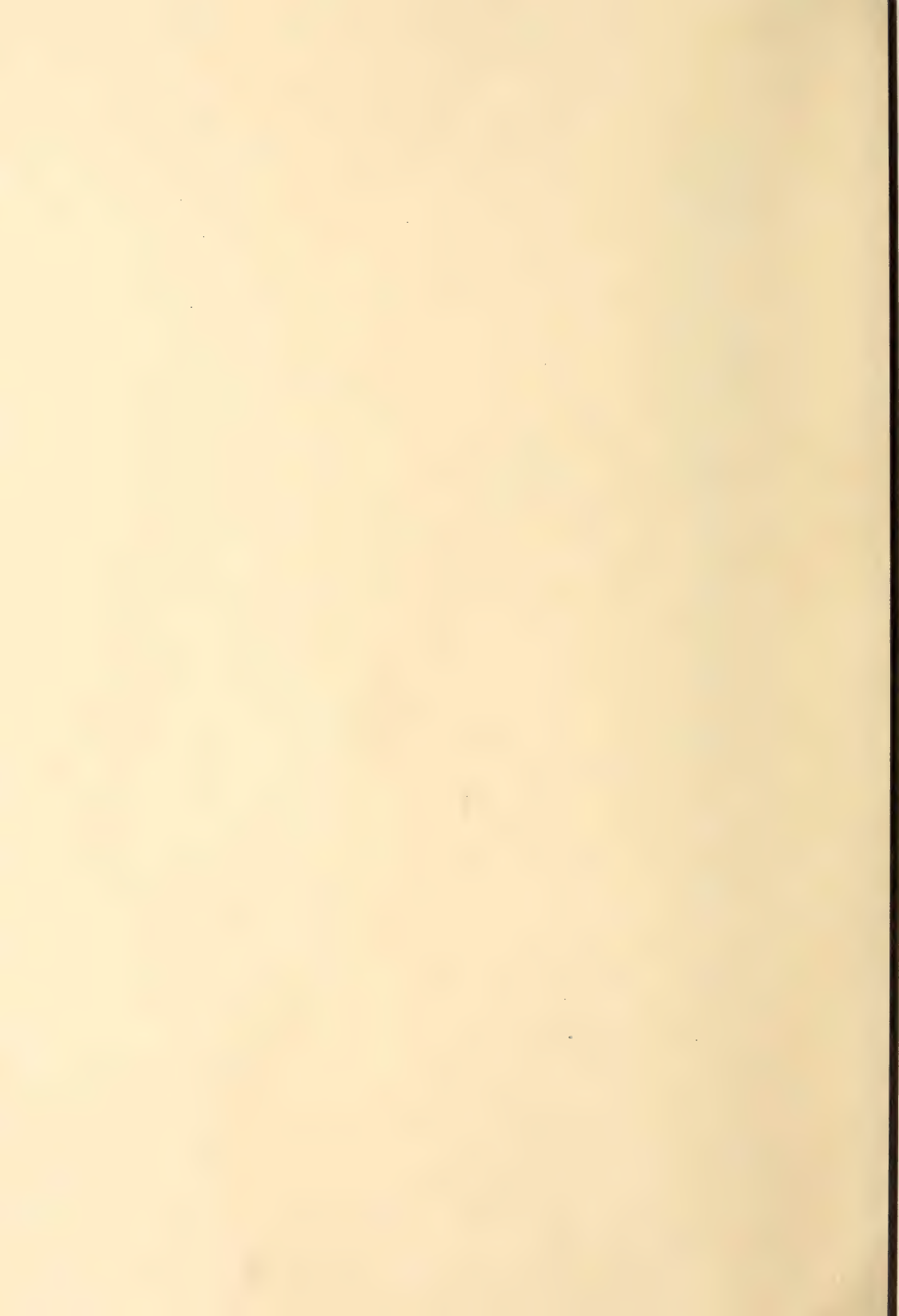


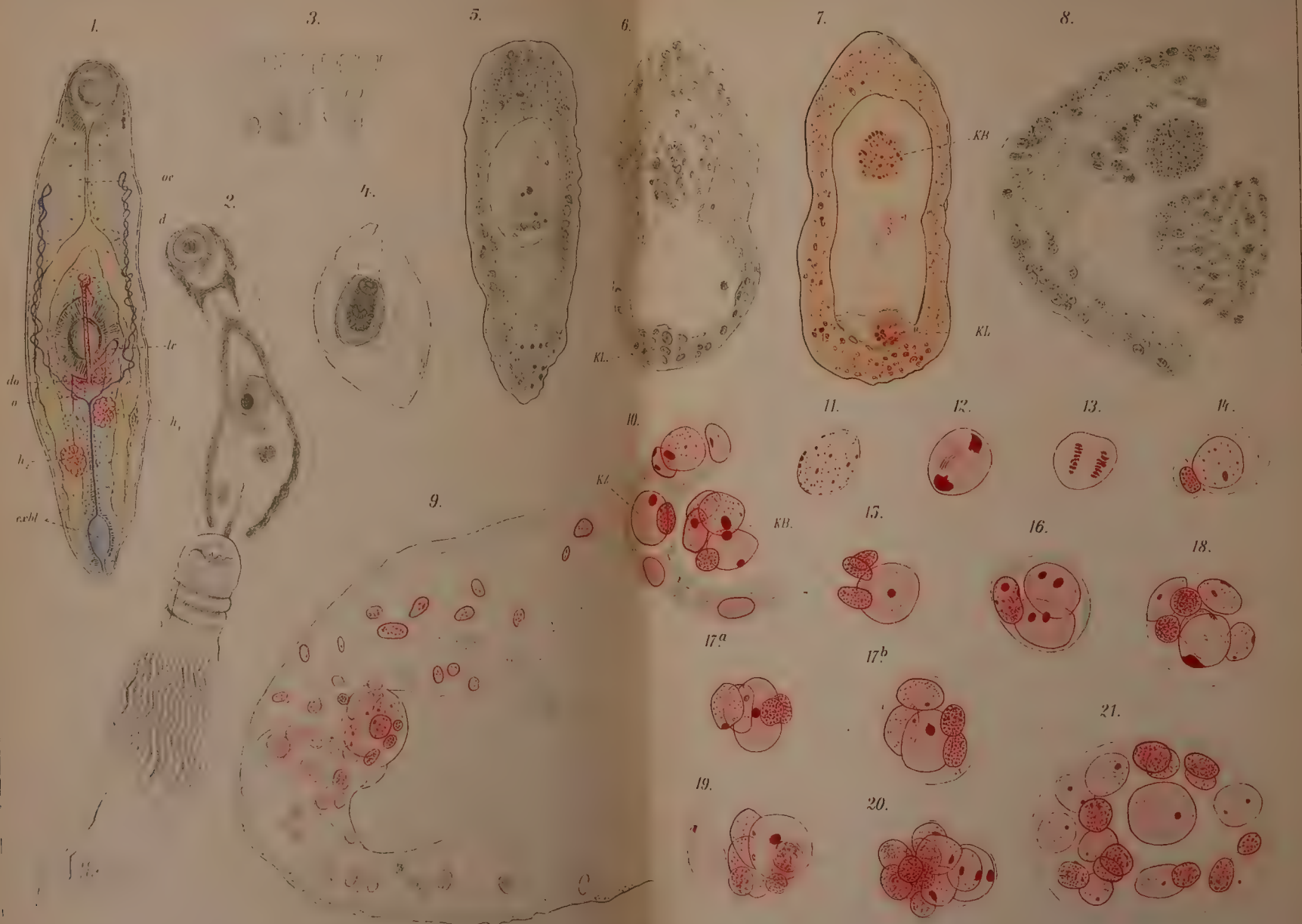


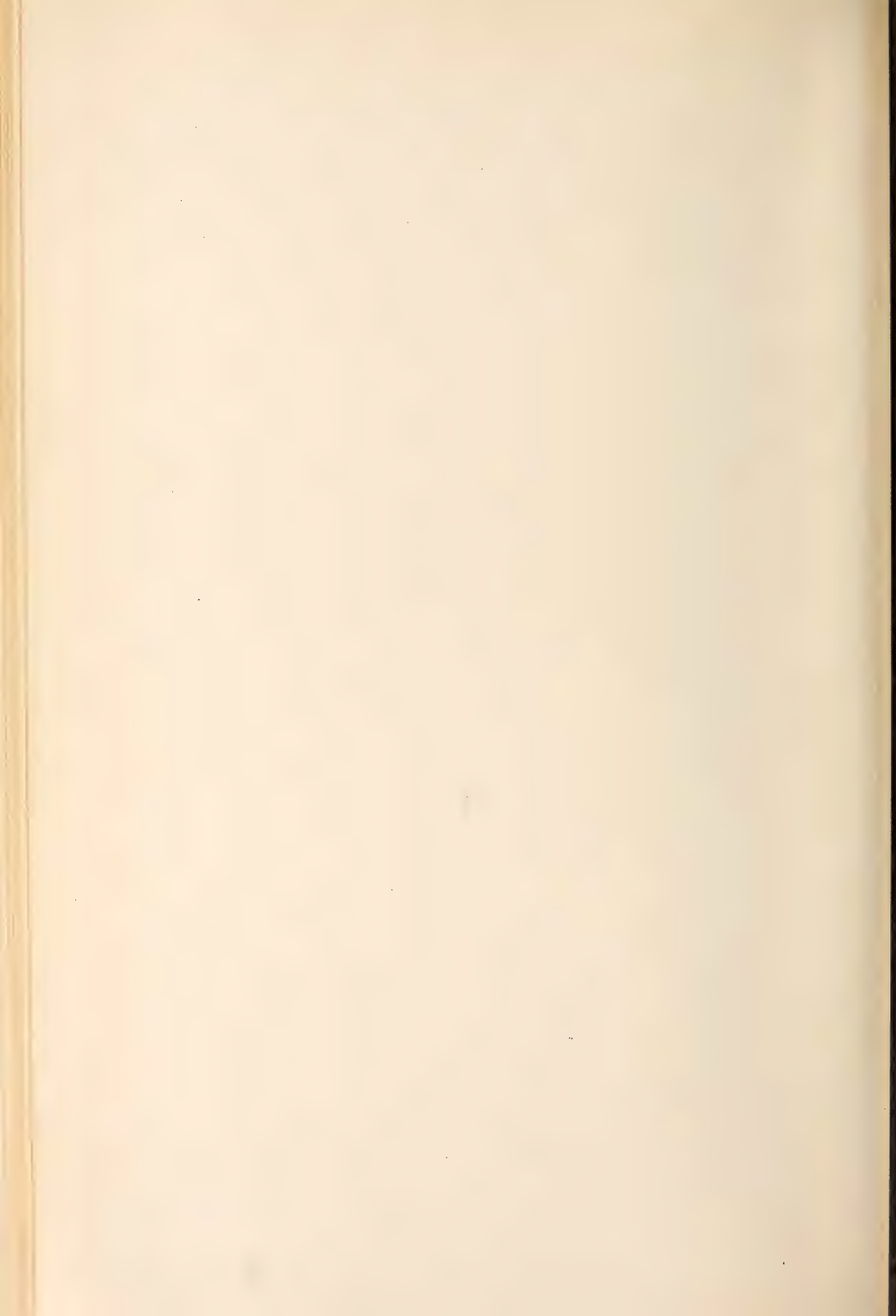


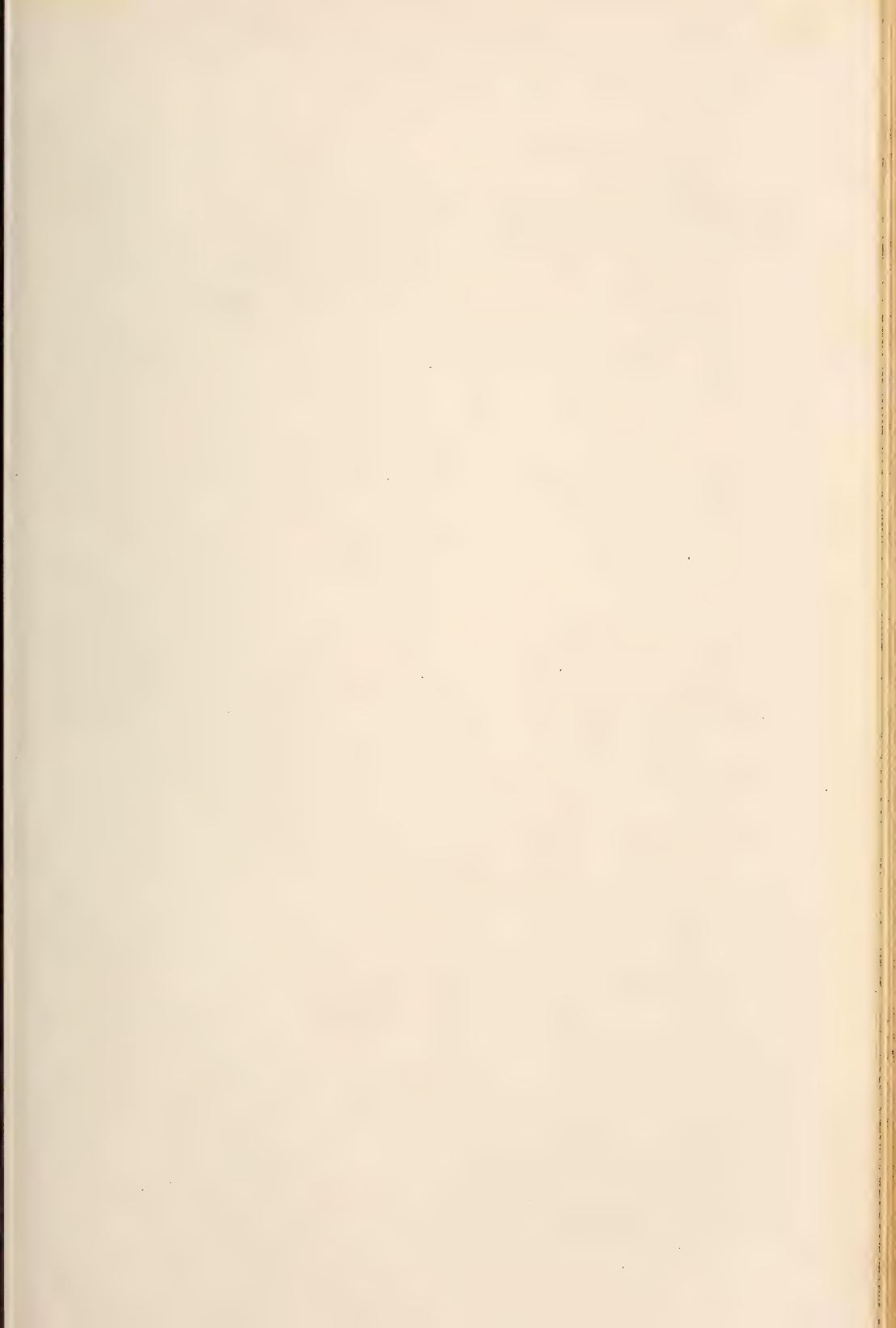




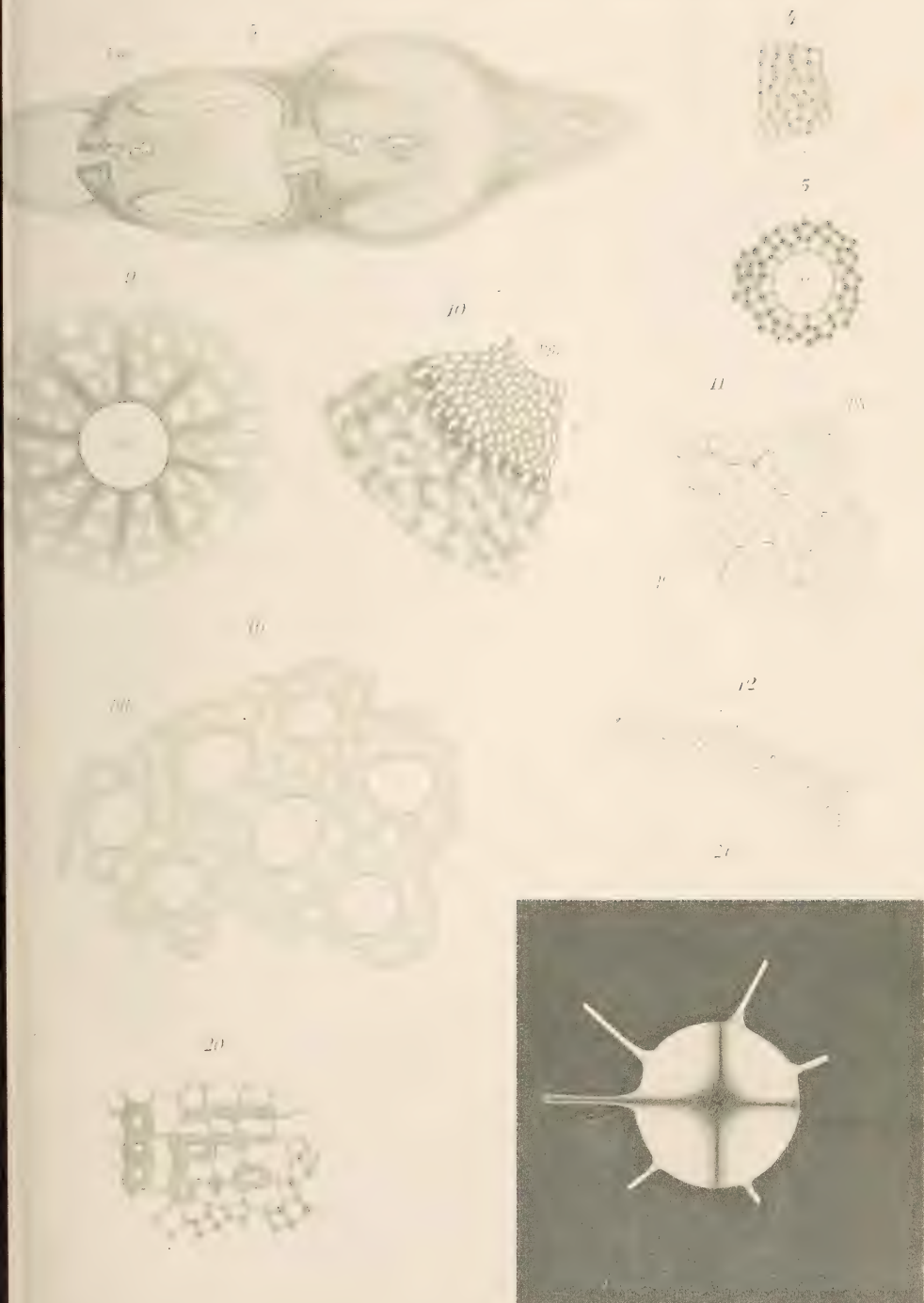


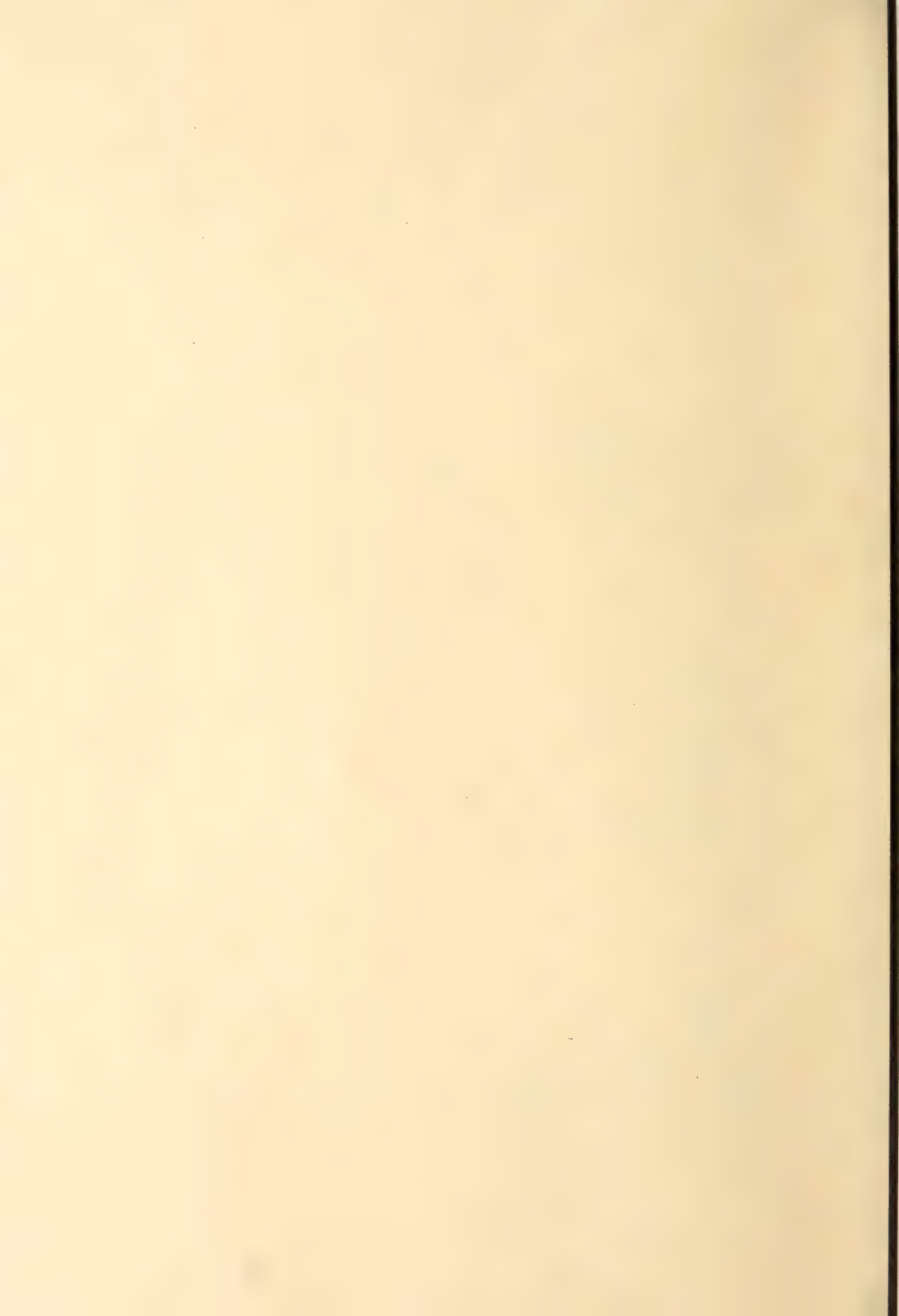


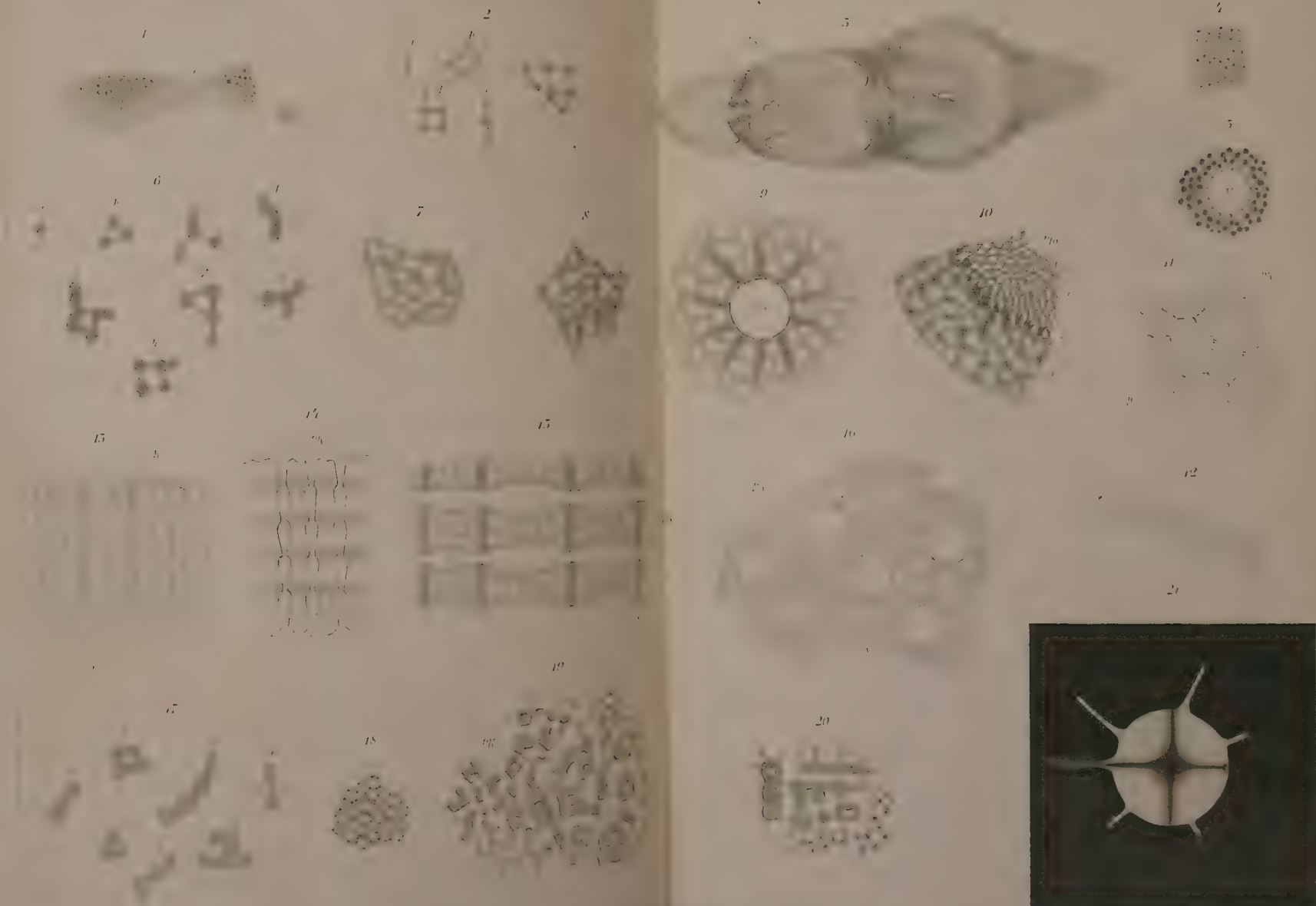












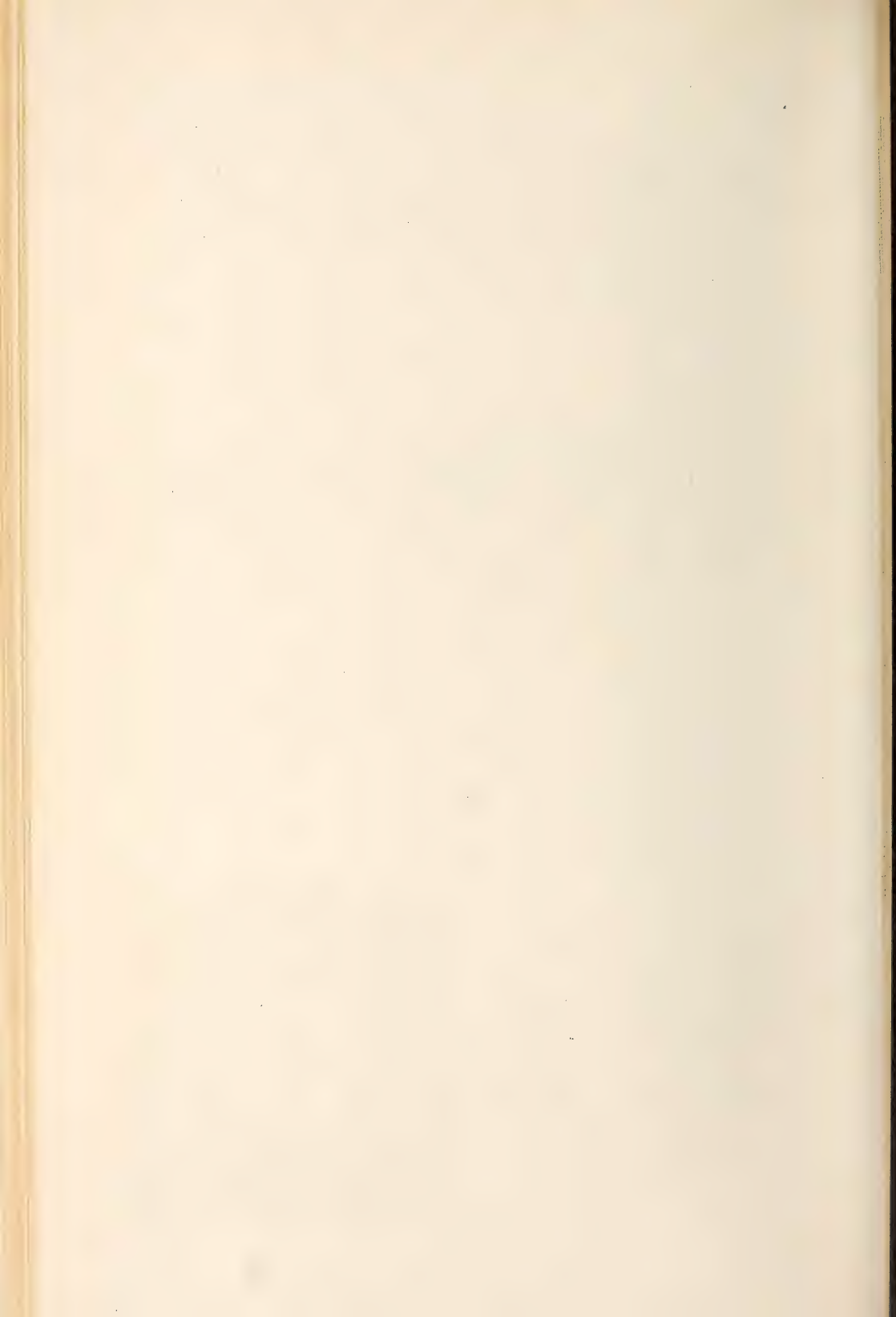




Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

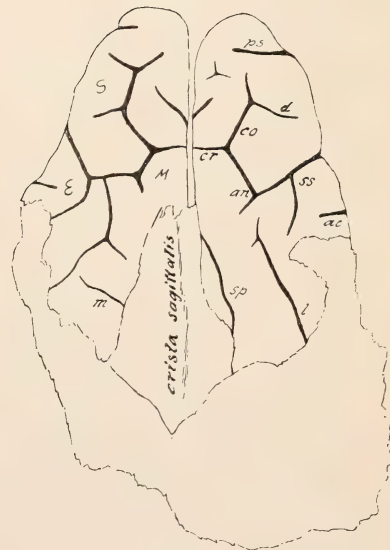
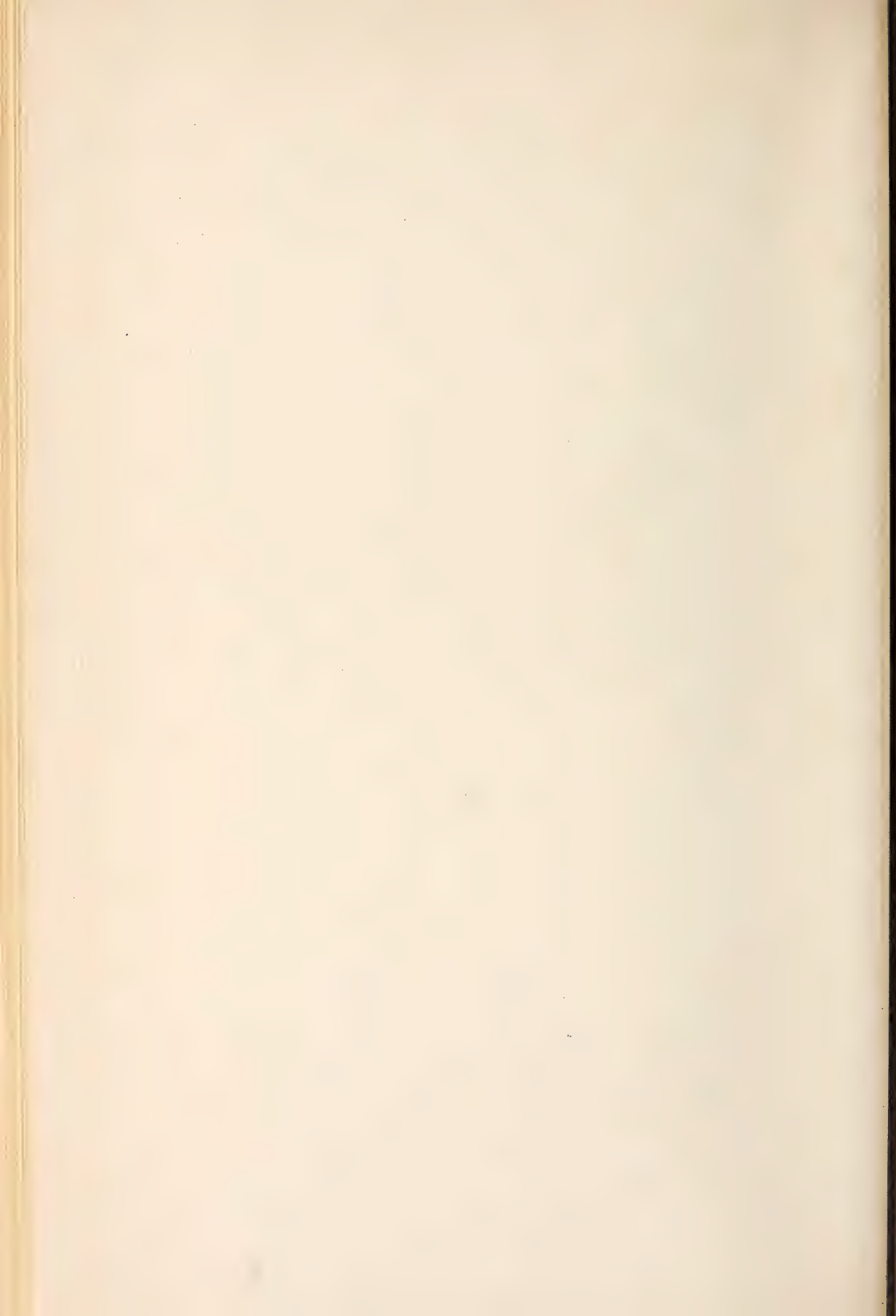
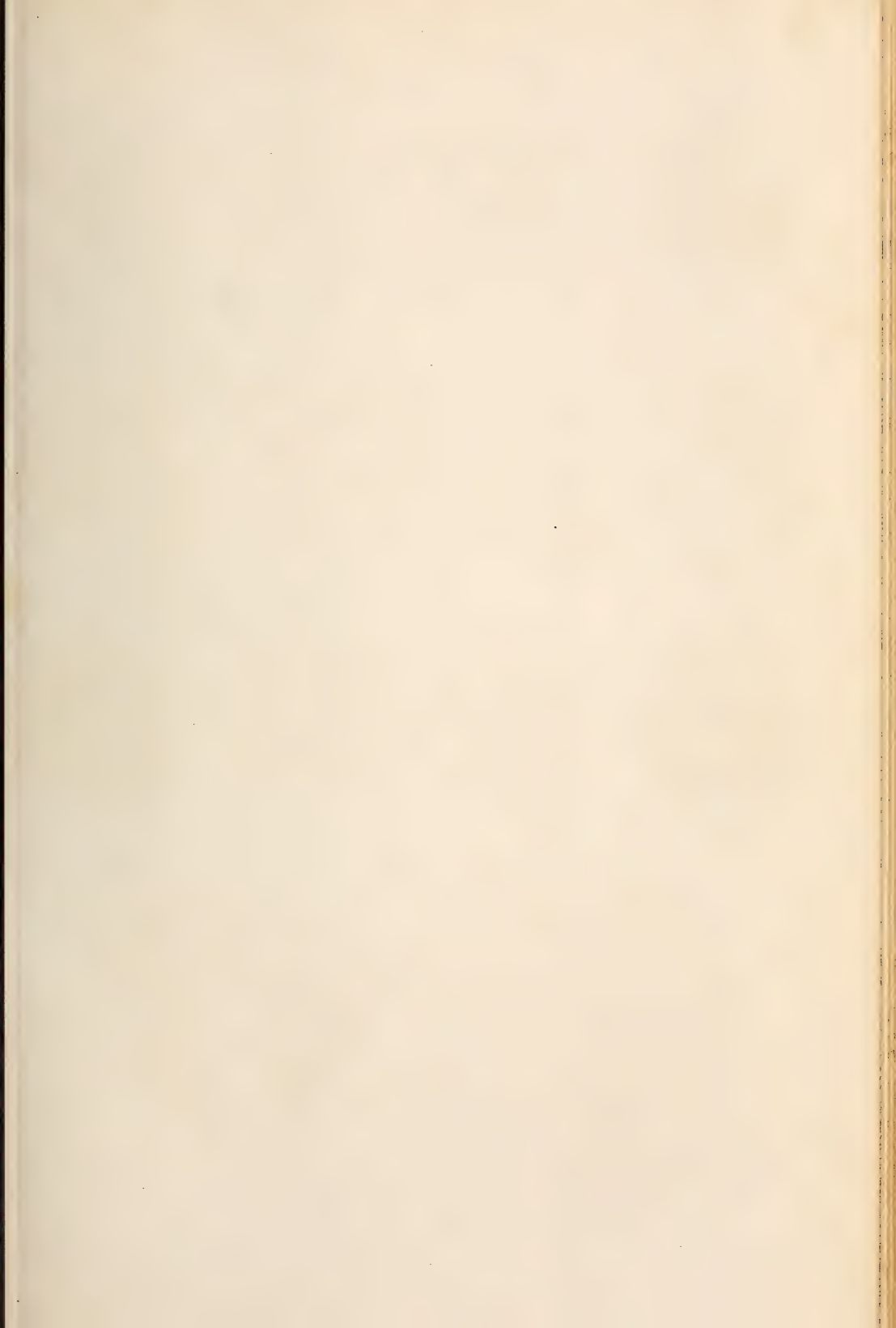
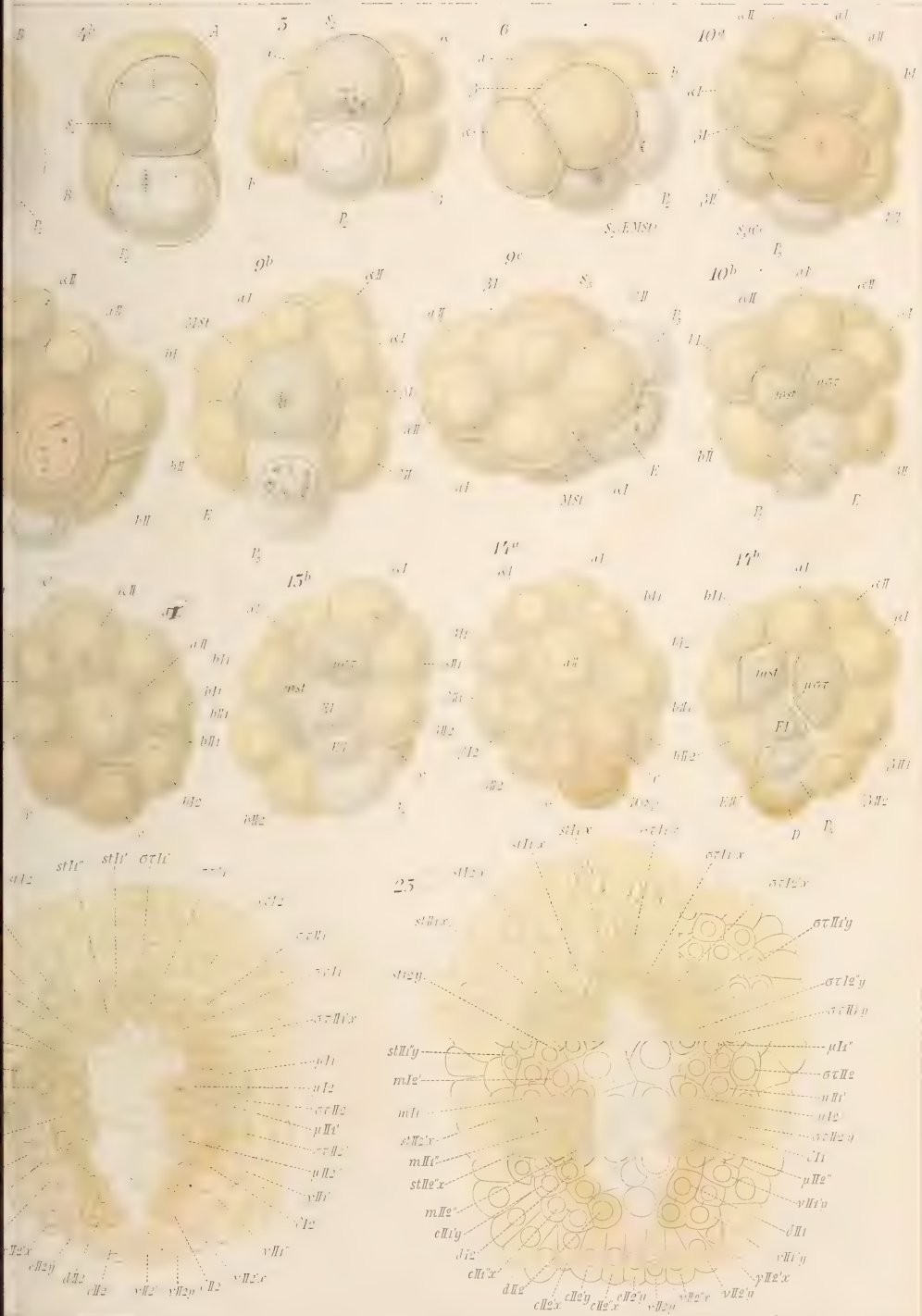
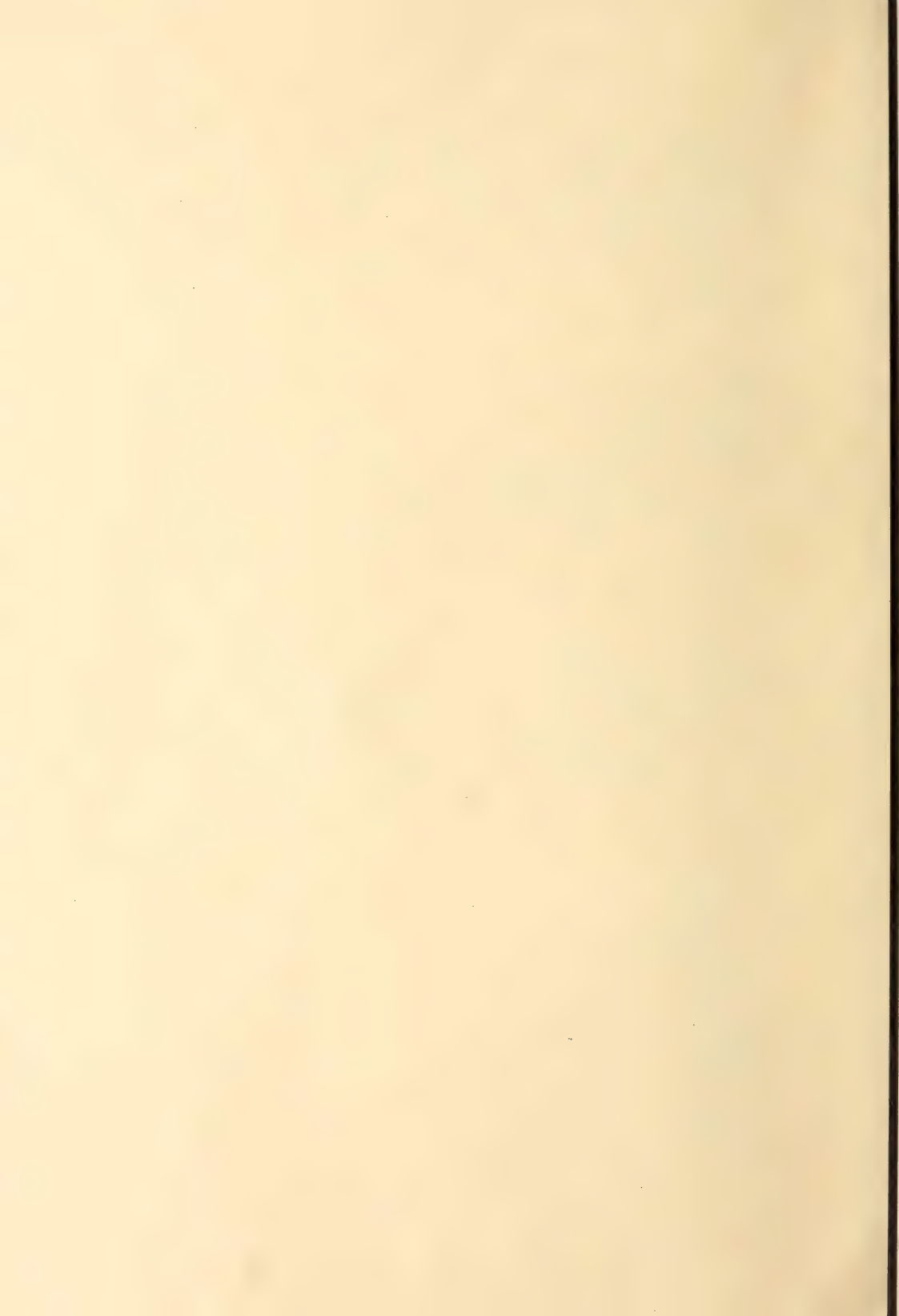


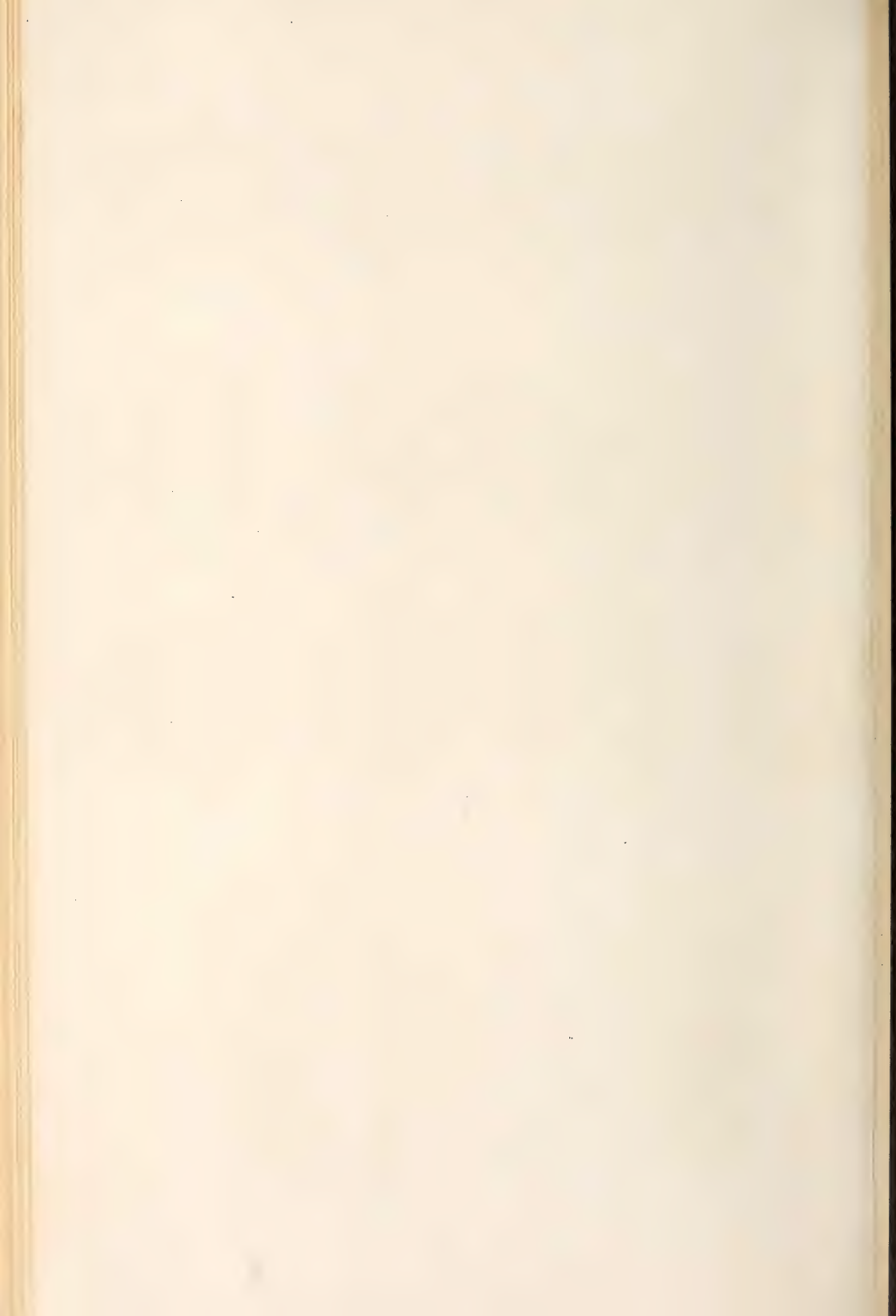
Fig. 4.

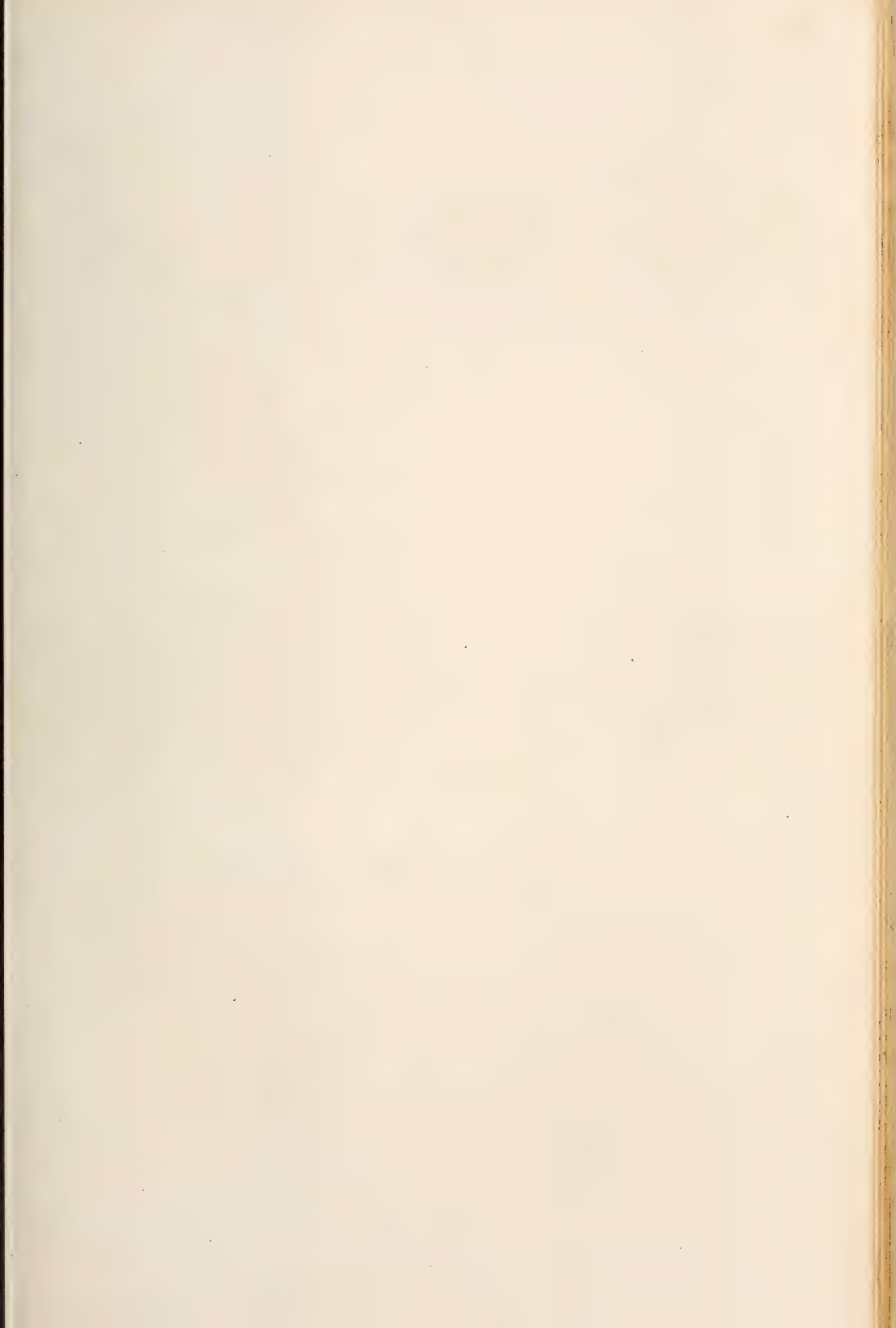




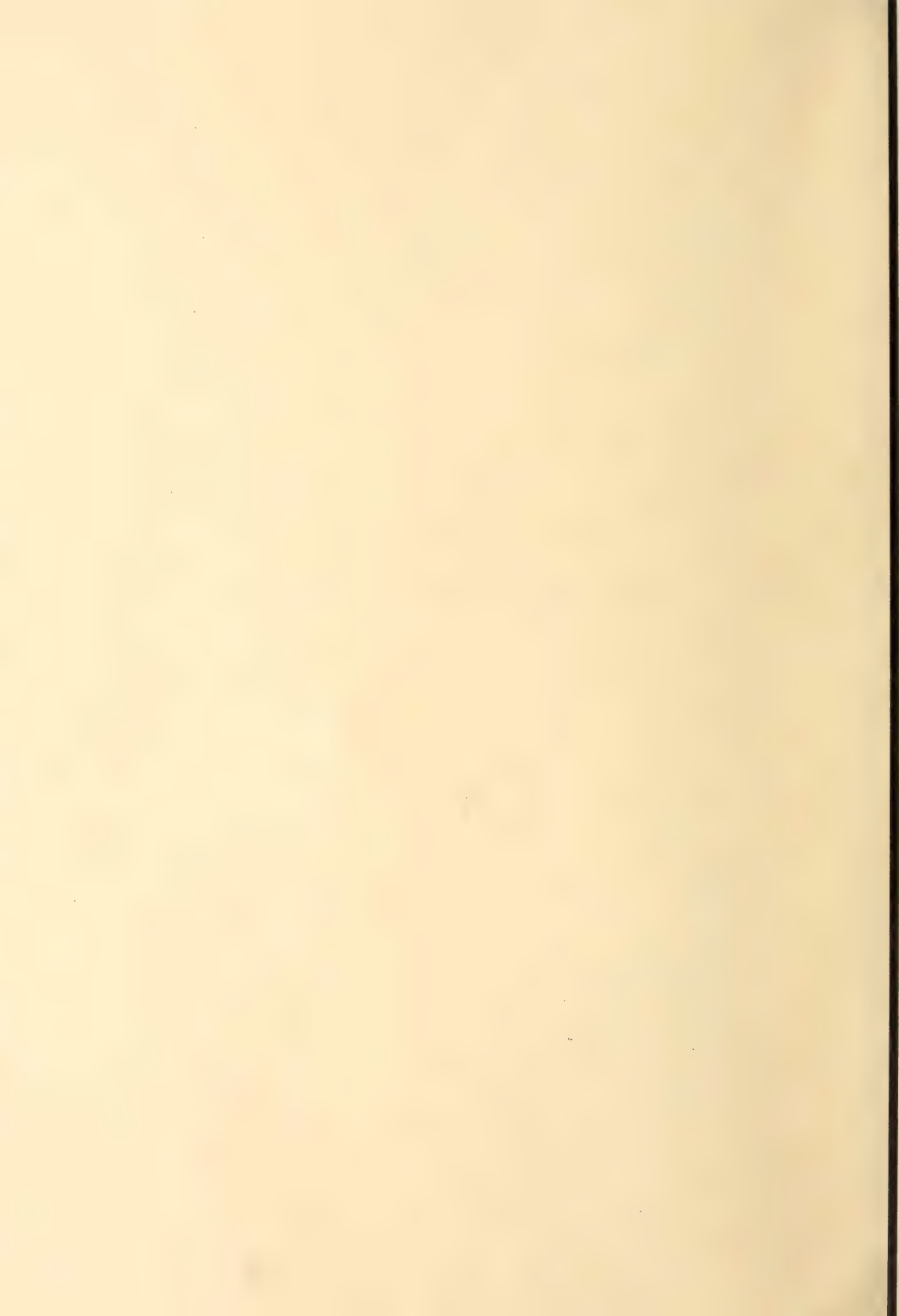


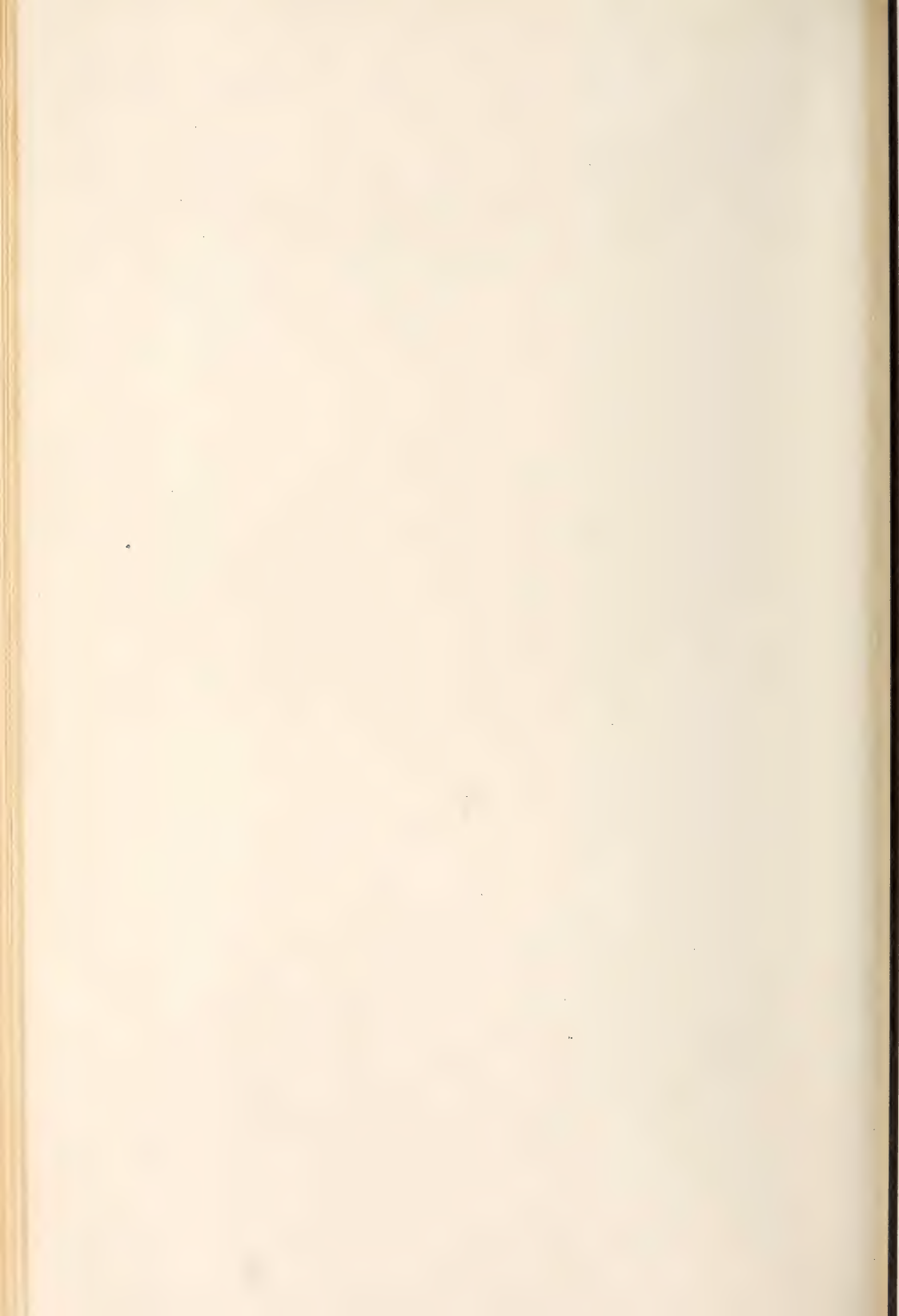


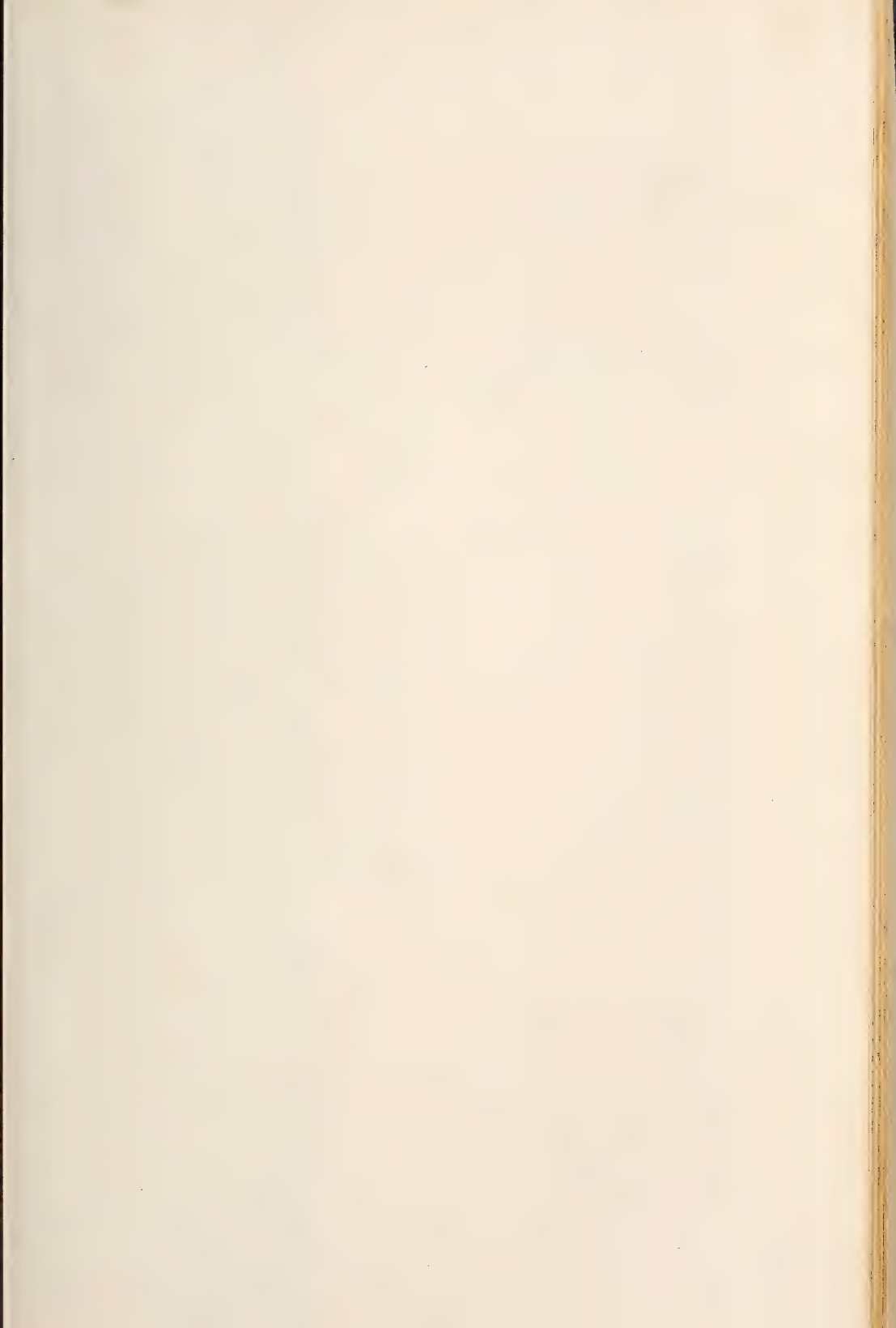


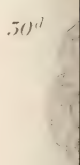
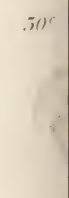
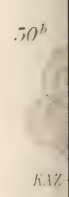
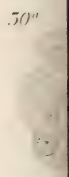
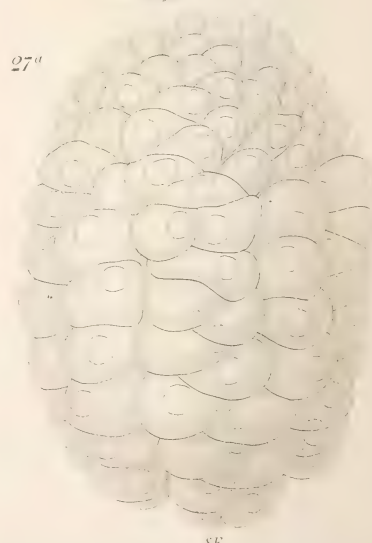
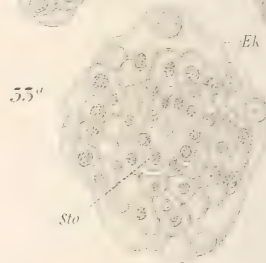
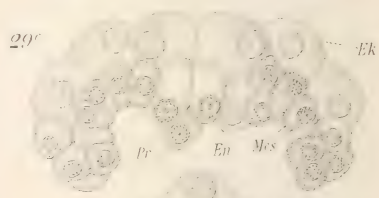
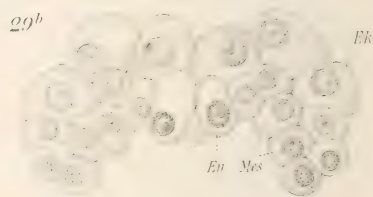
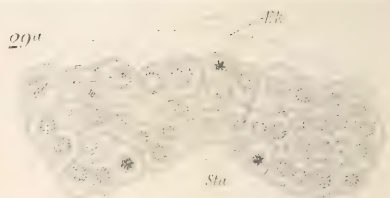
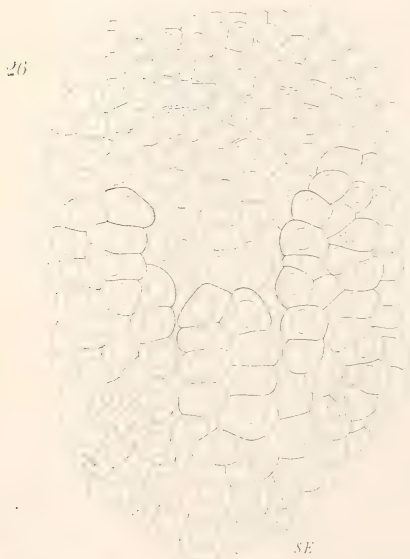
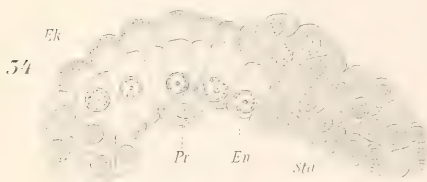
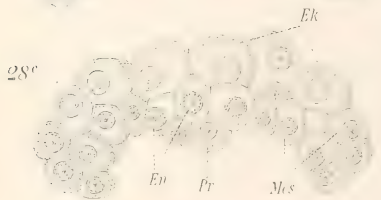
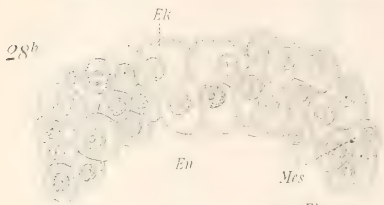
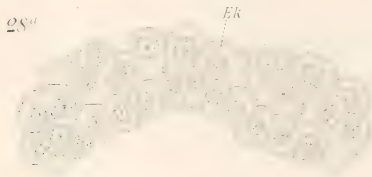


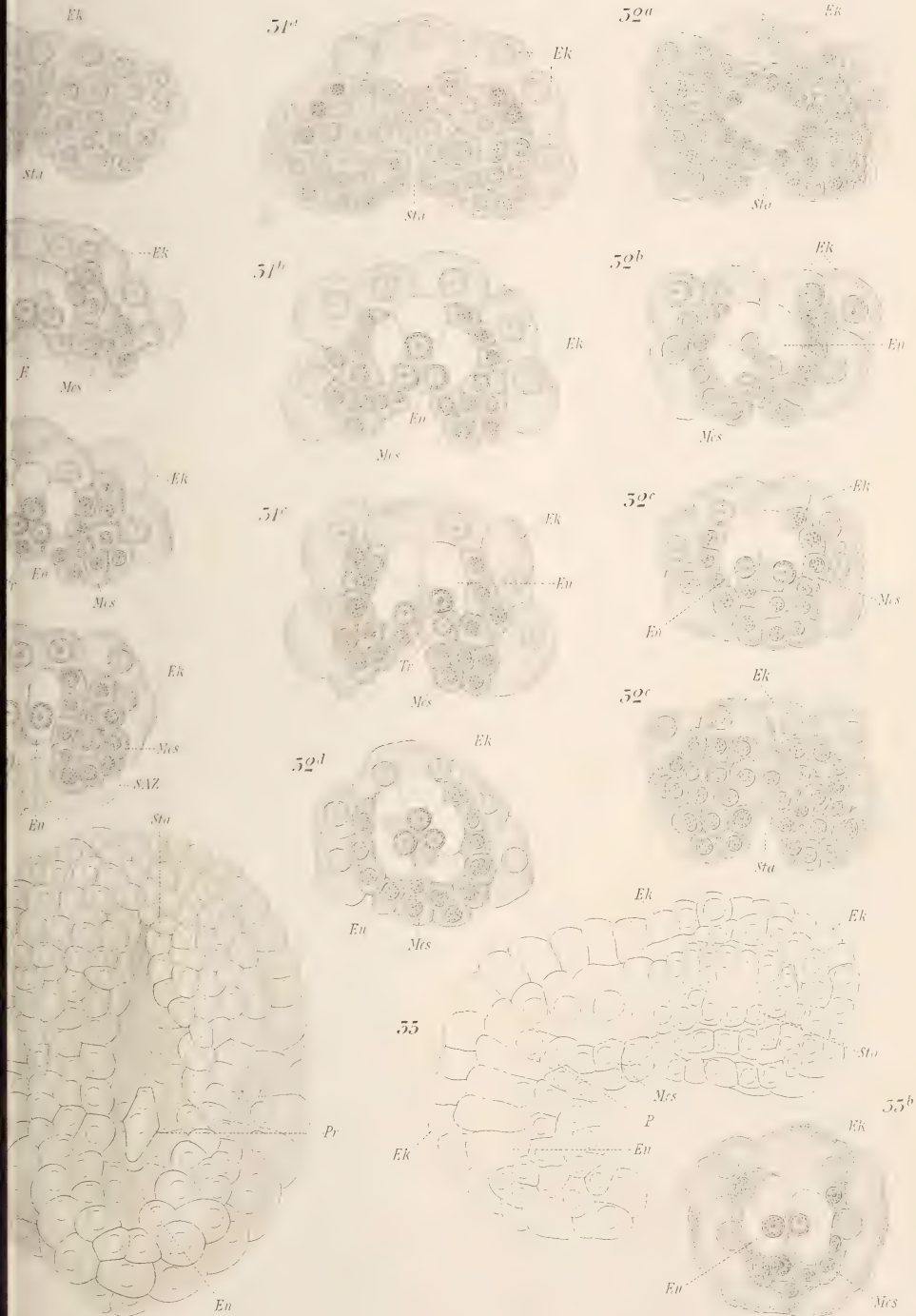


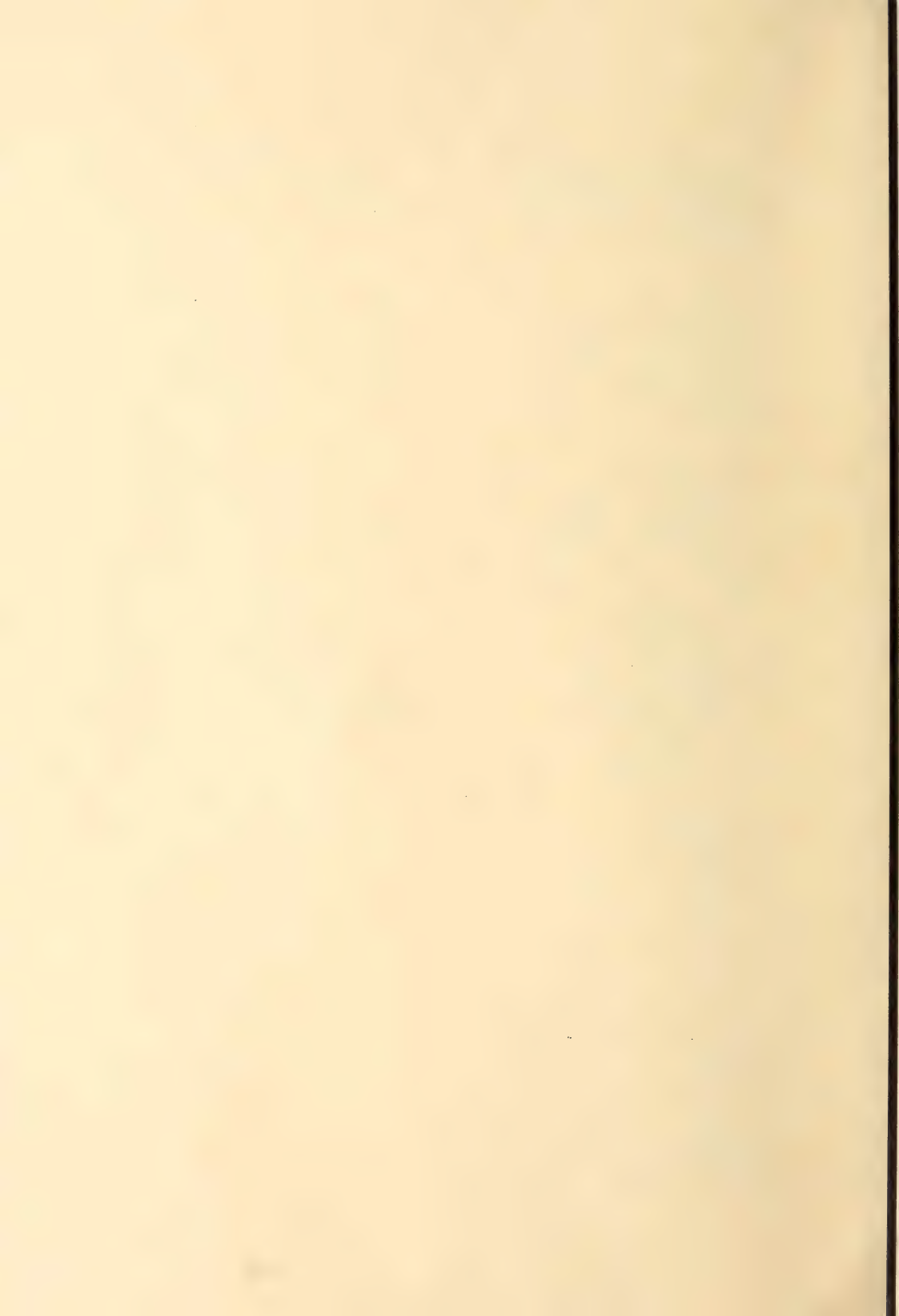


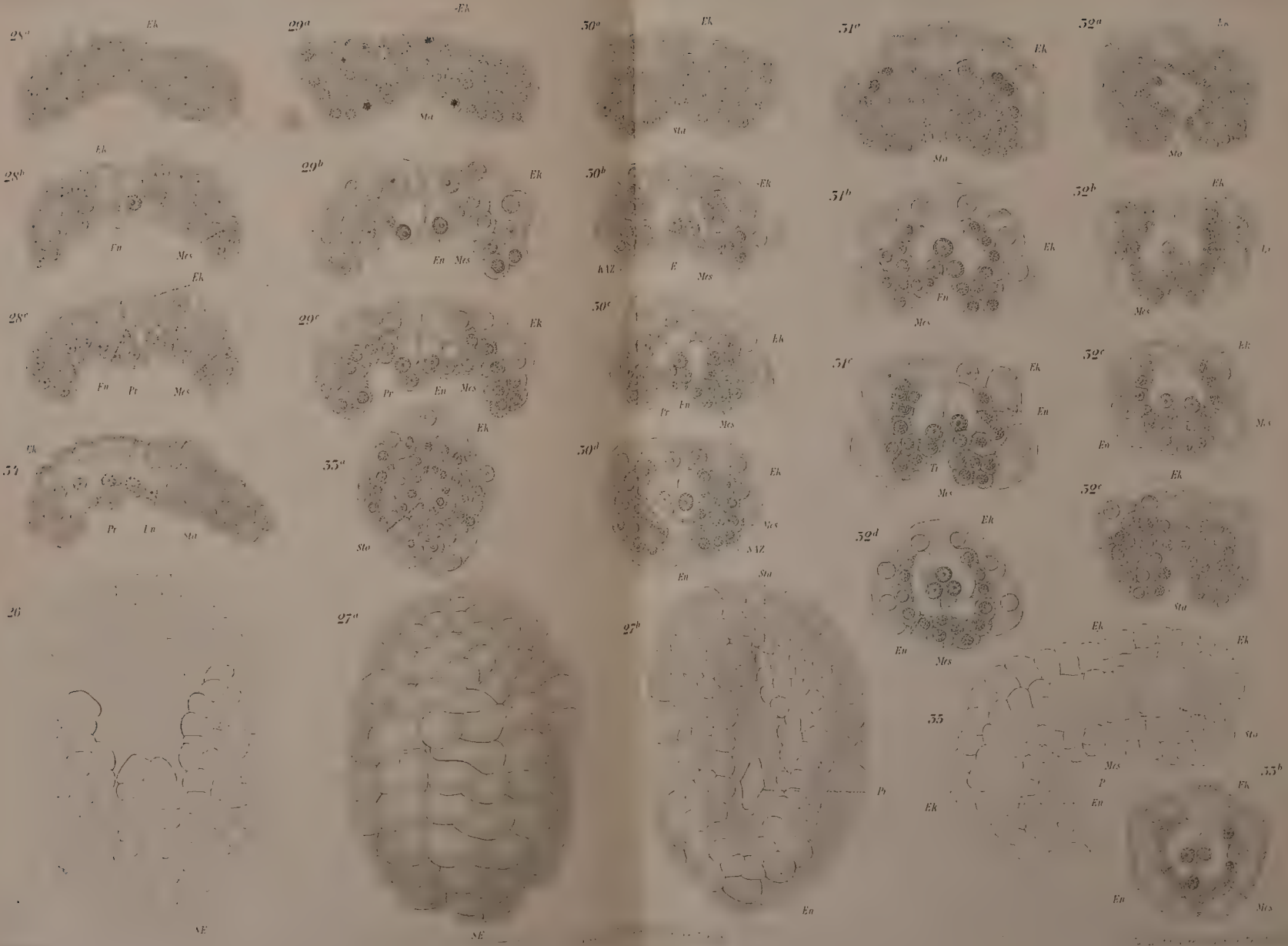


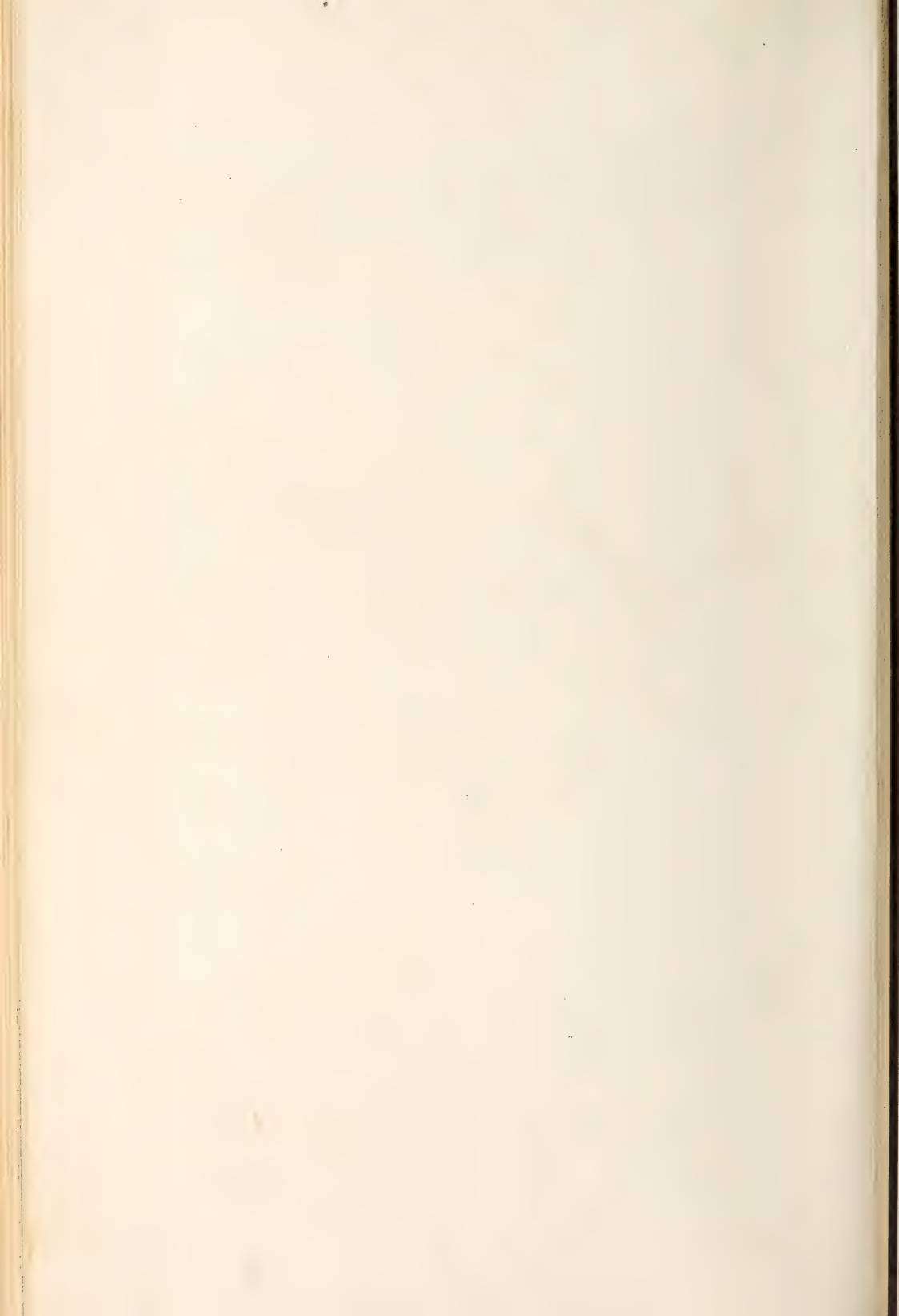




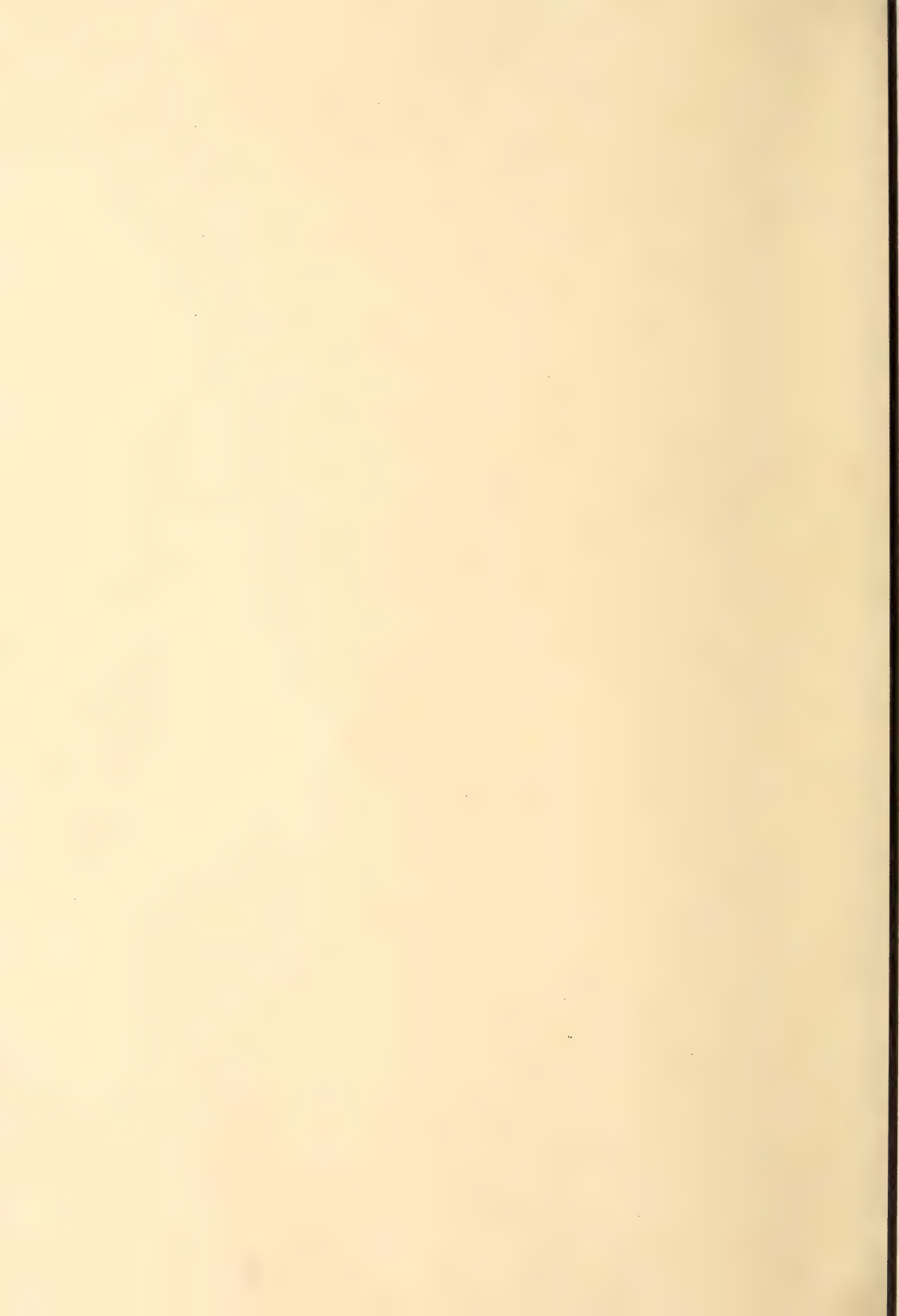




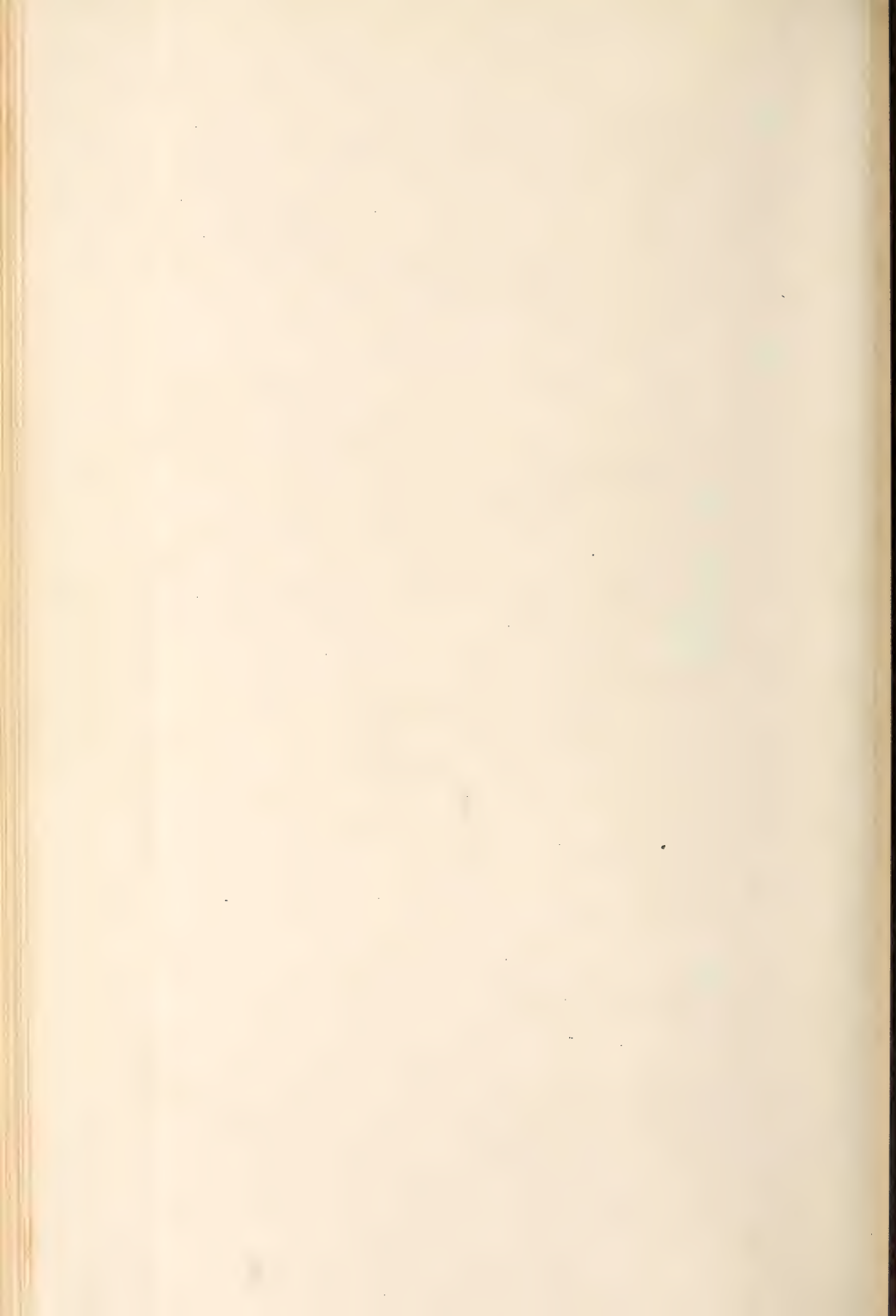


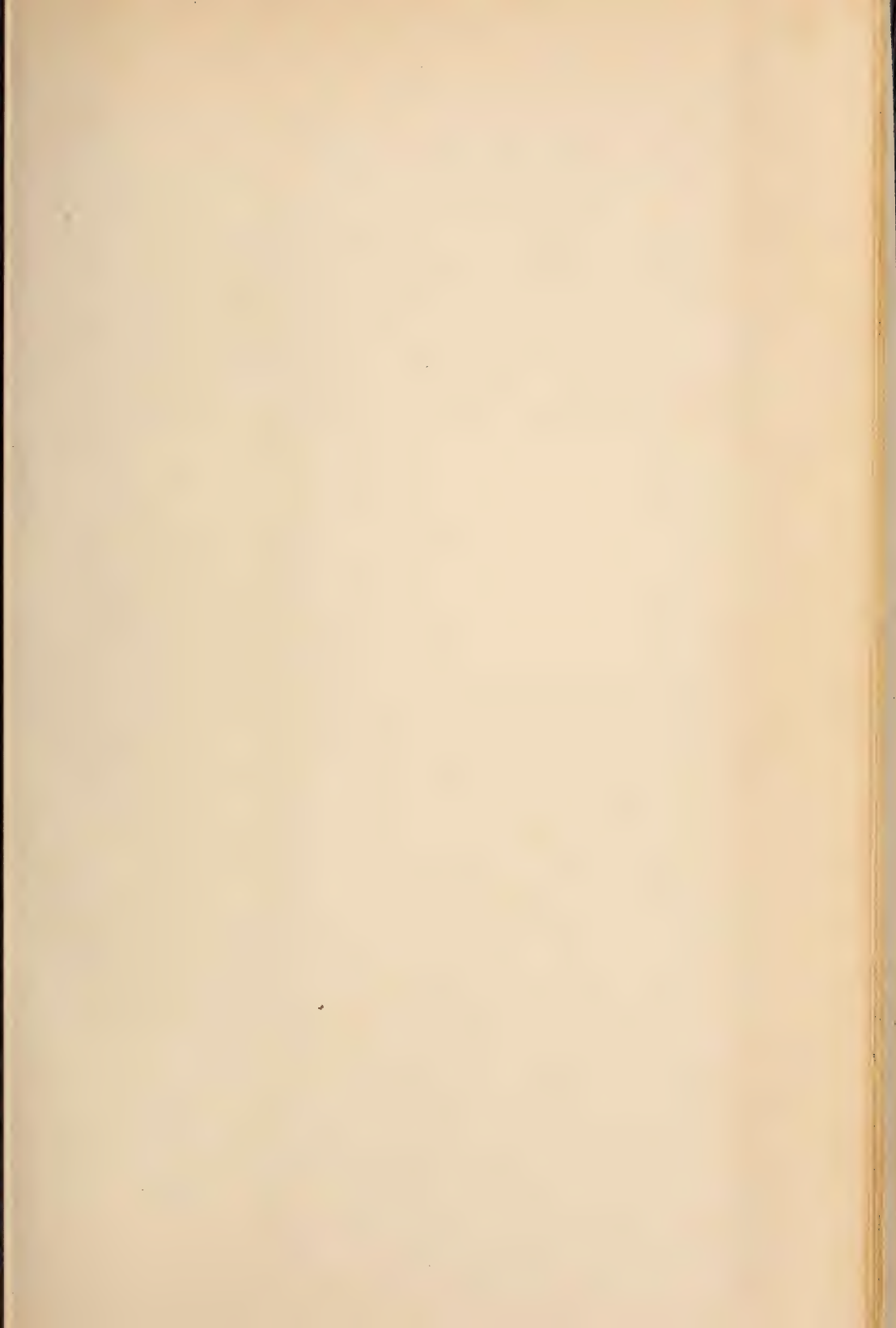


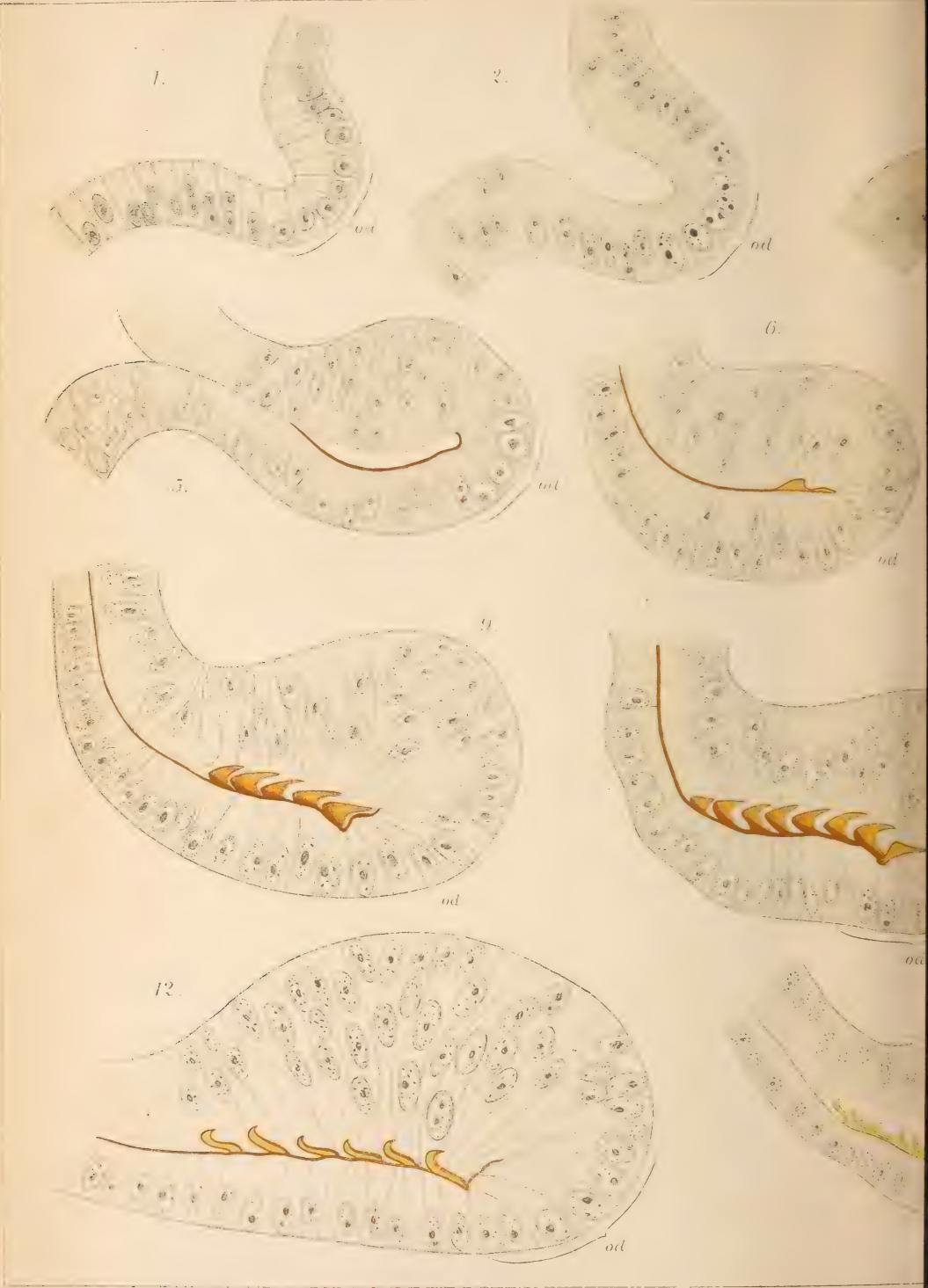




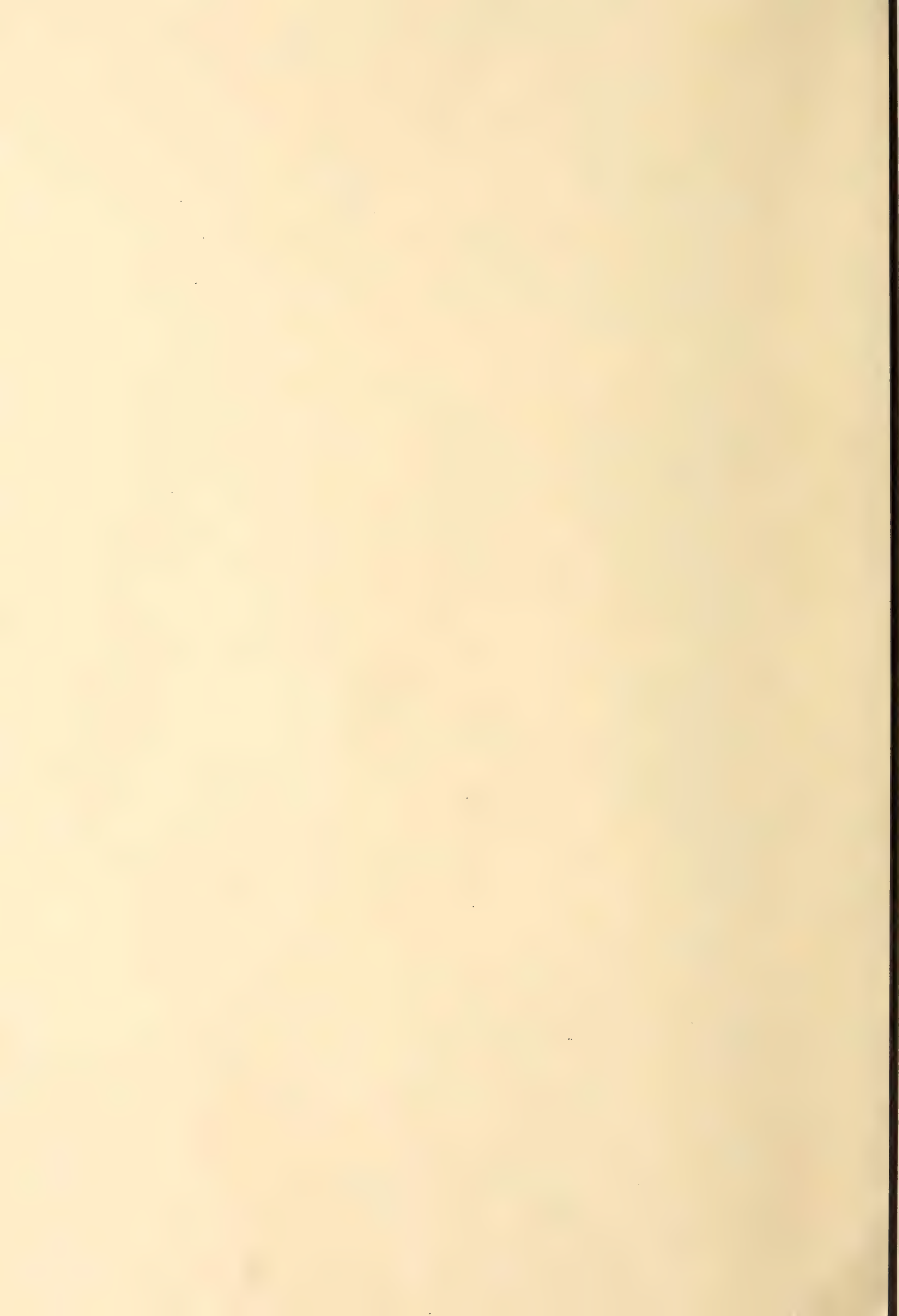


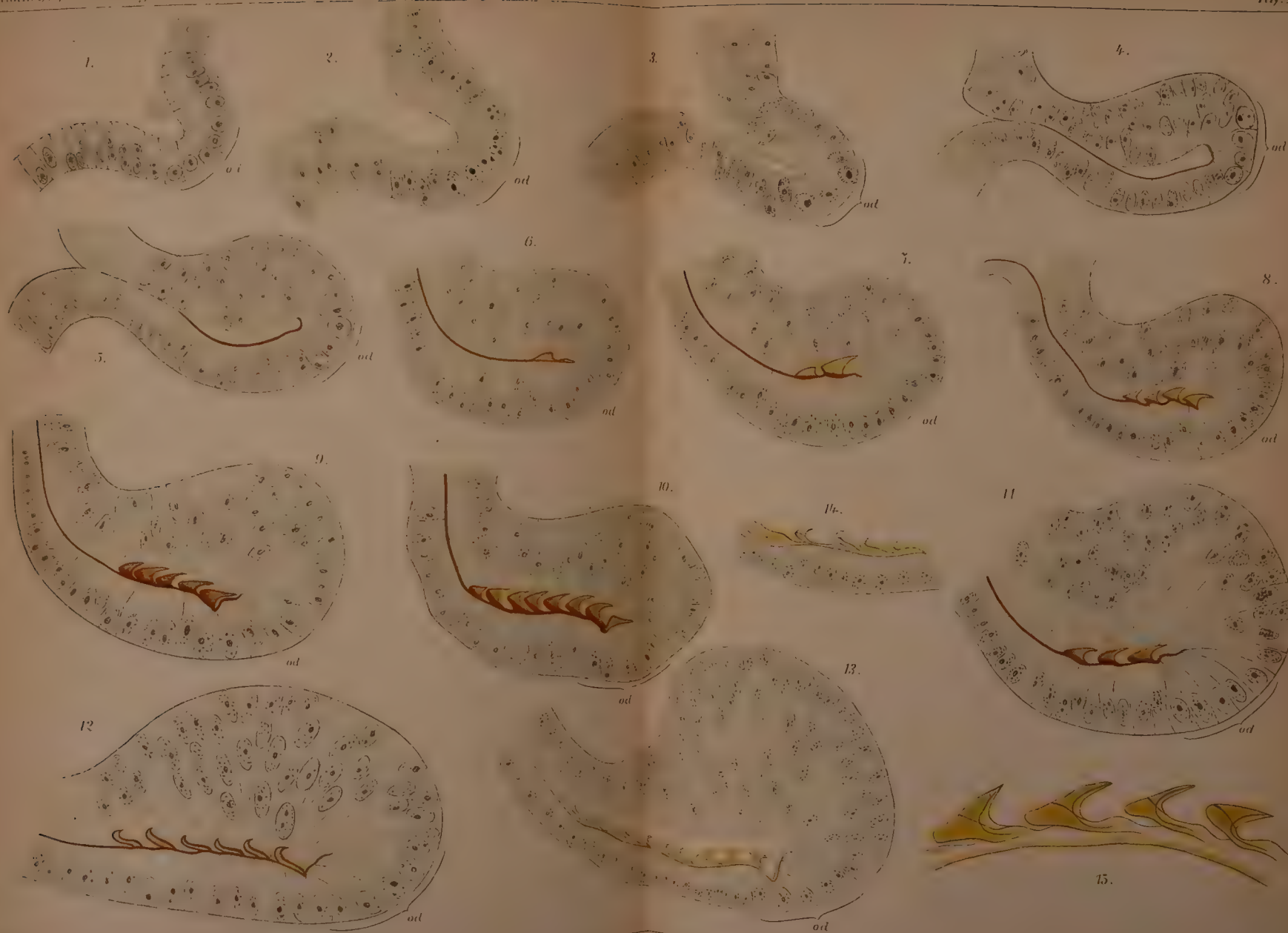




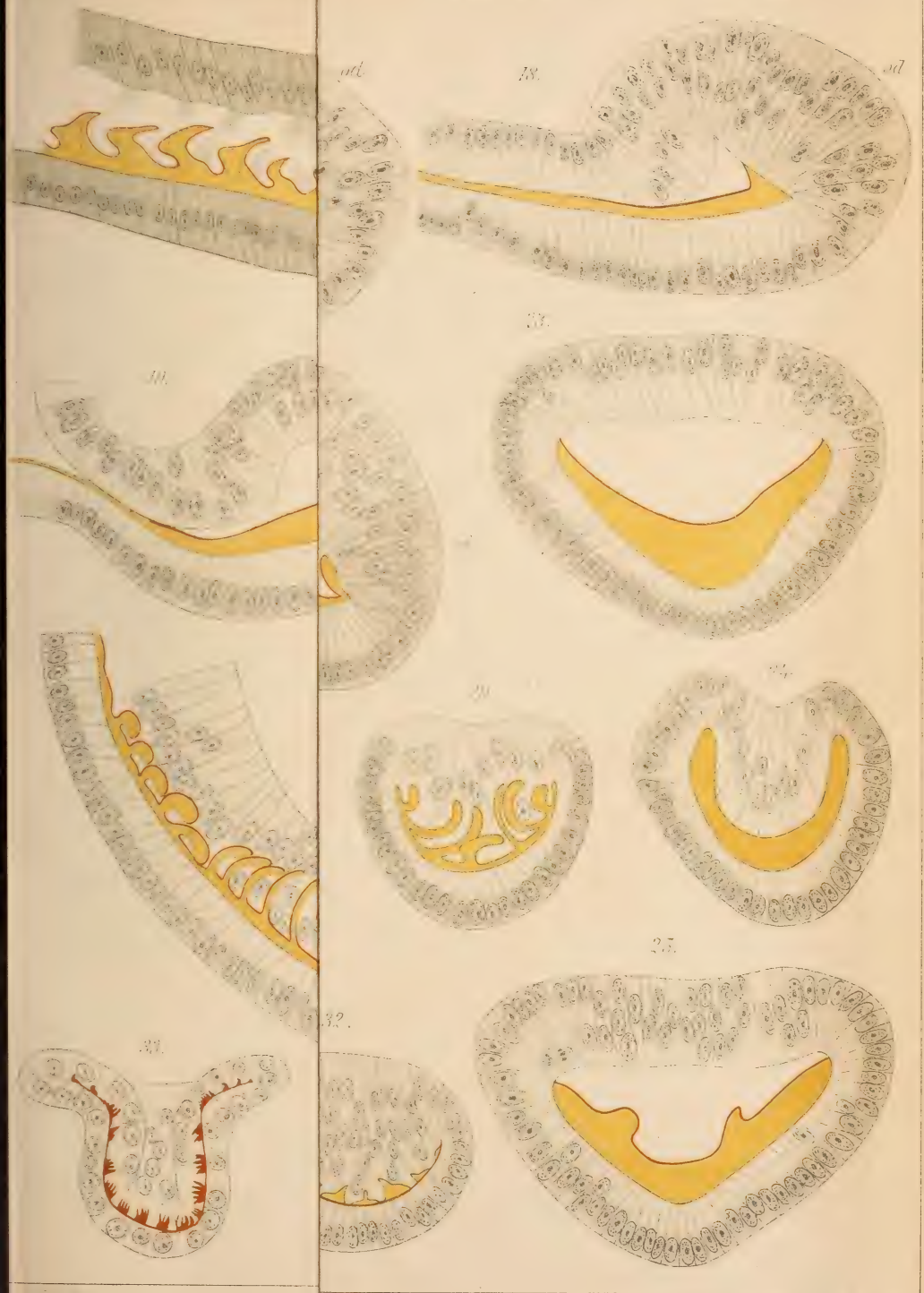


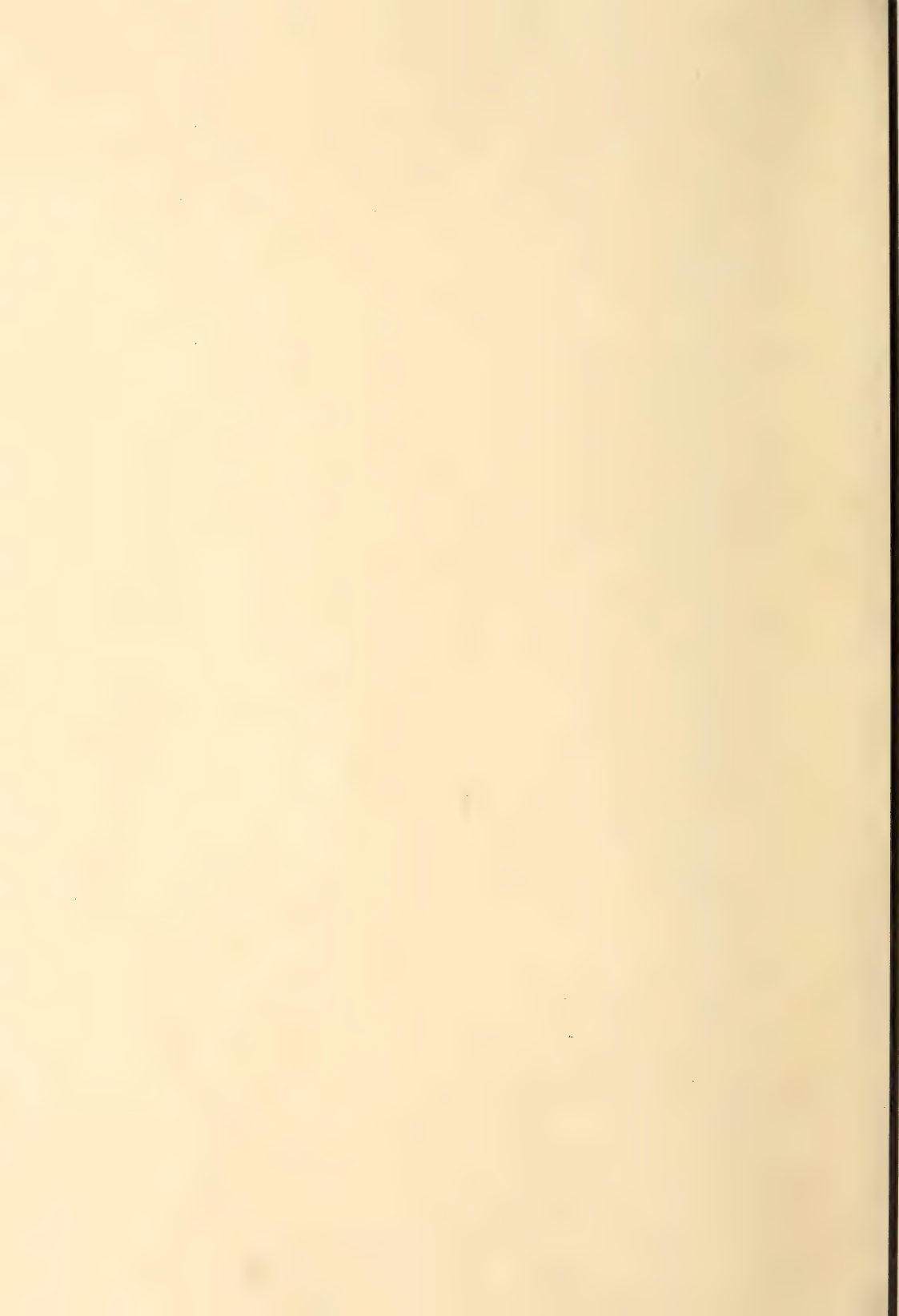




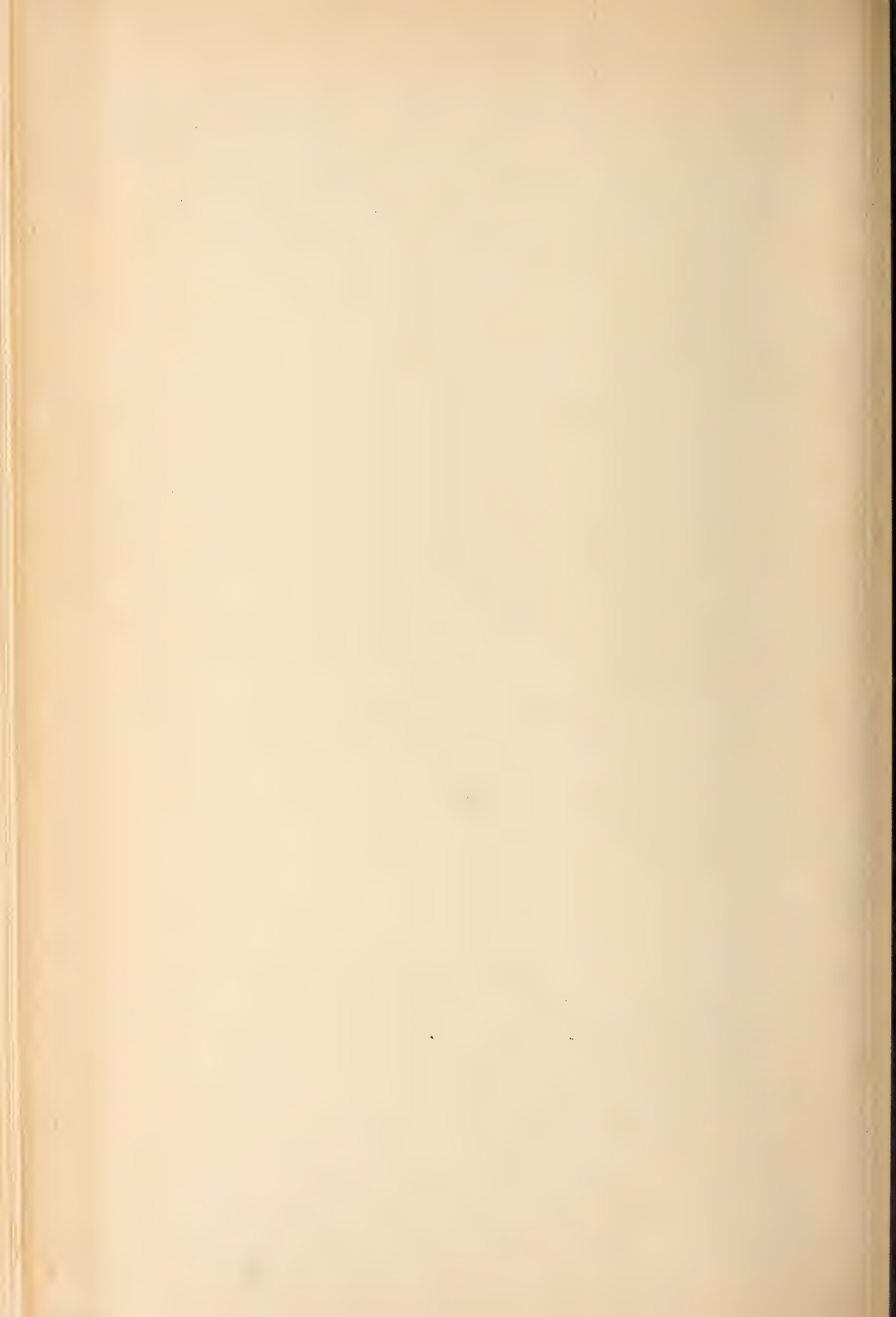




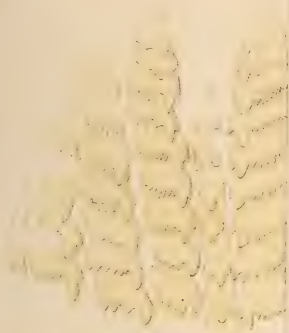








34.



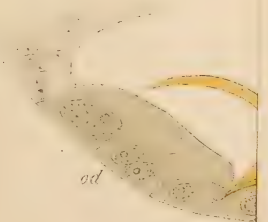
36.



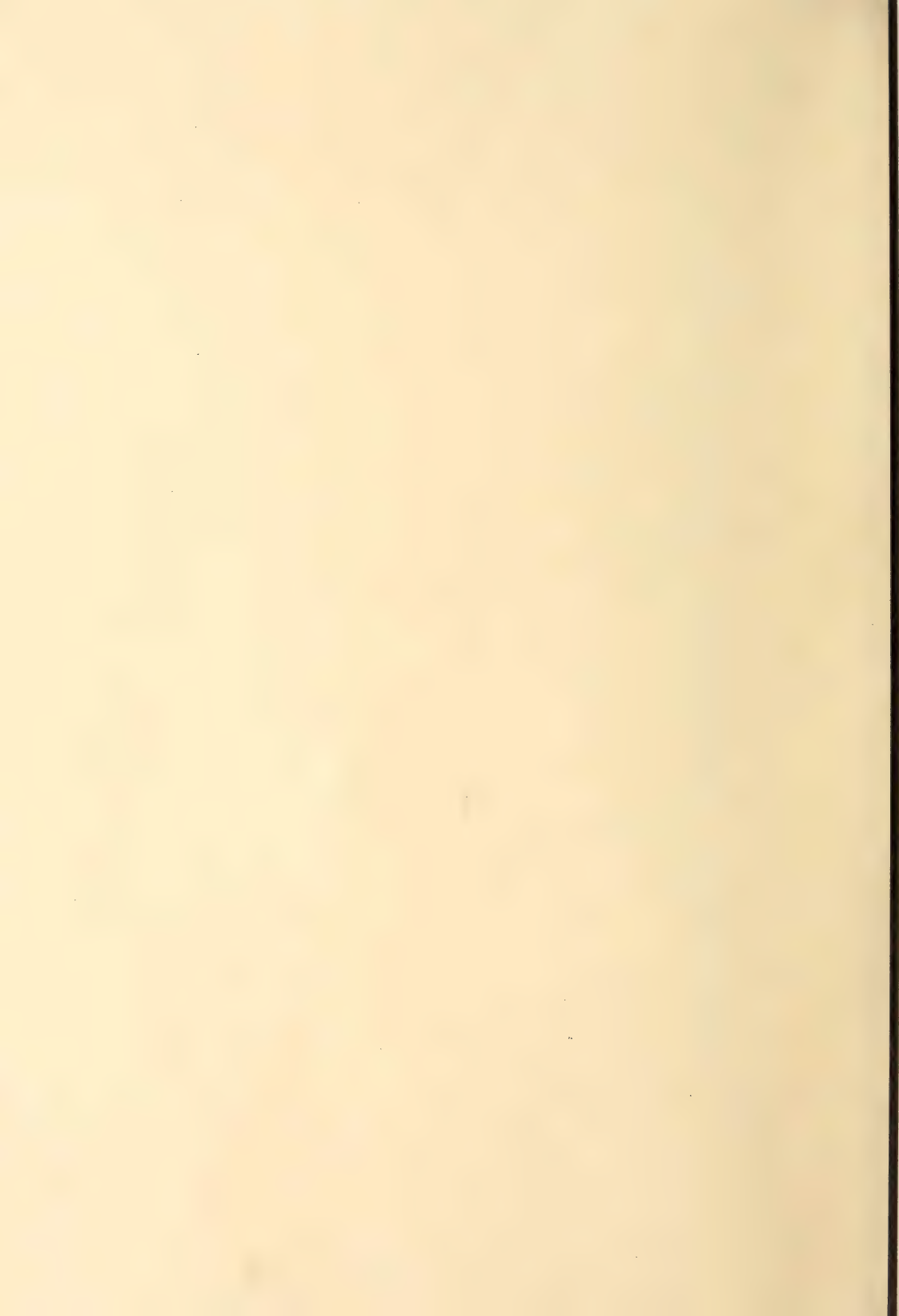
37.



39.



od



35.

34.

37.

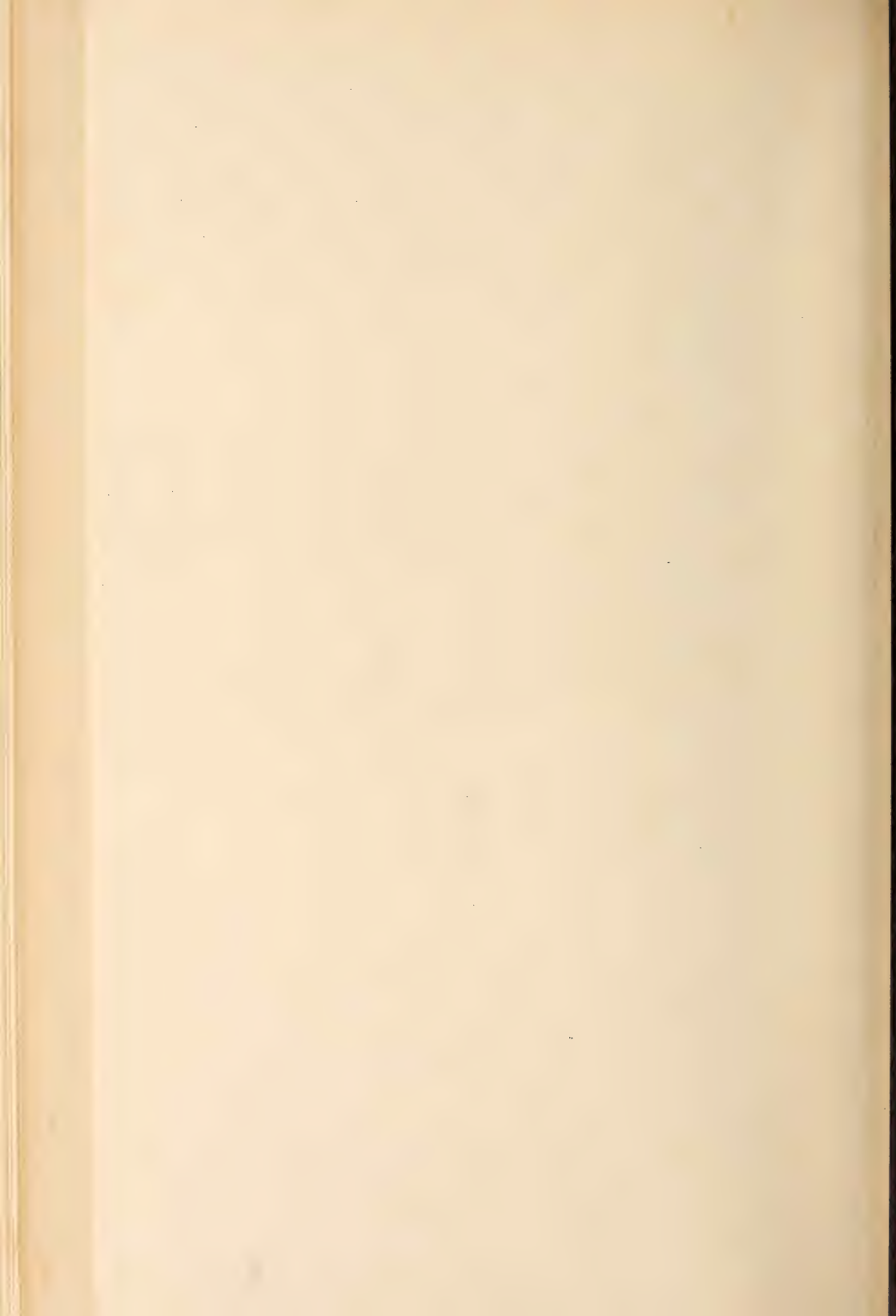
37.

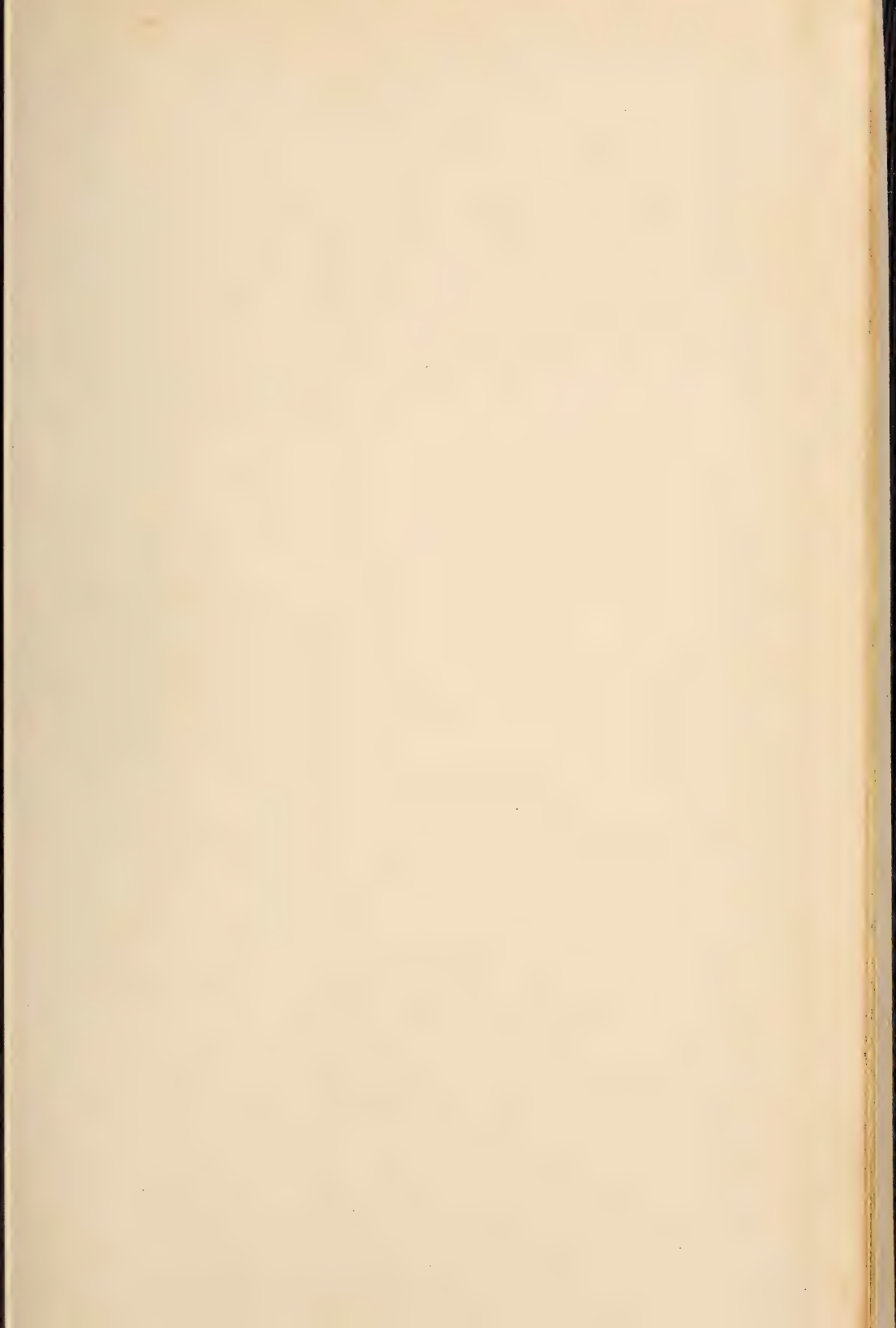
37.

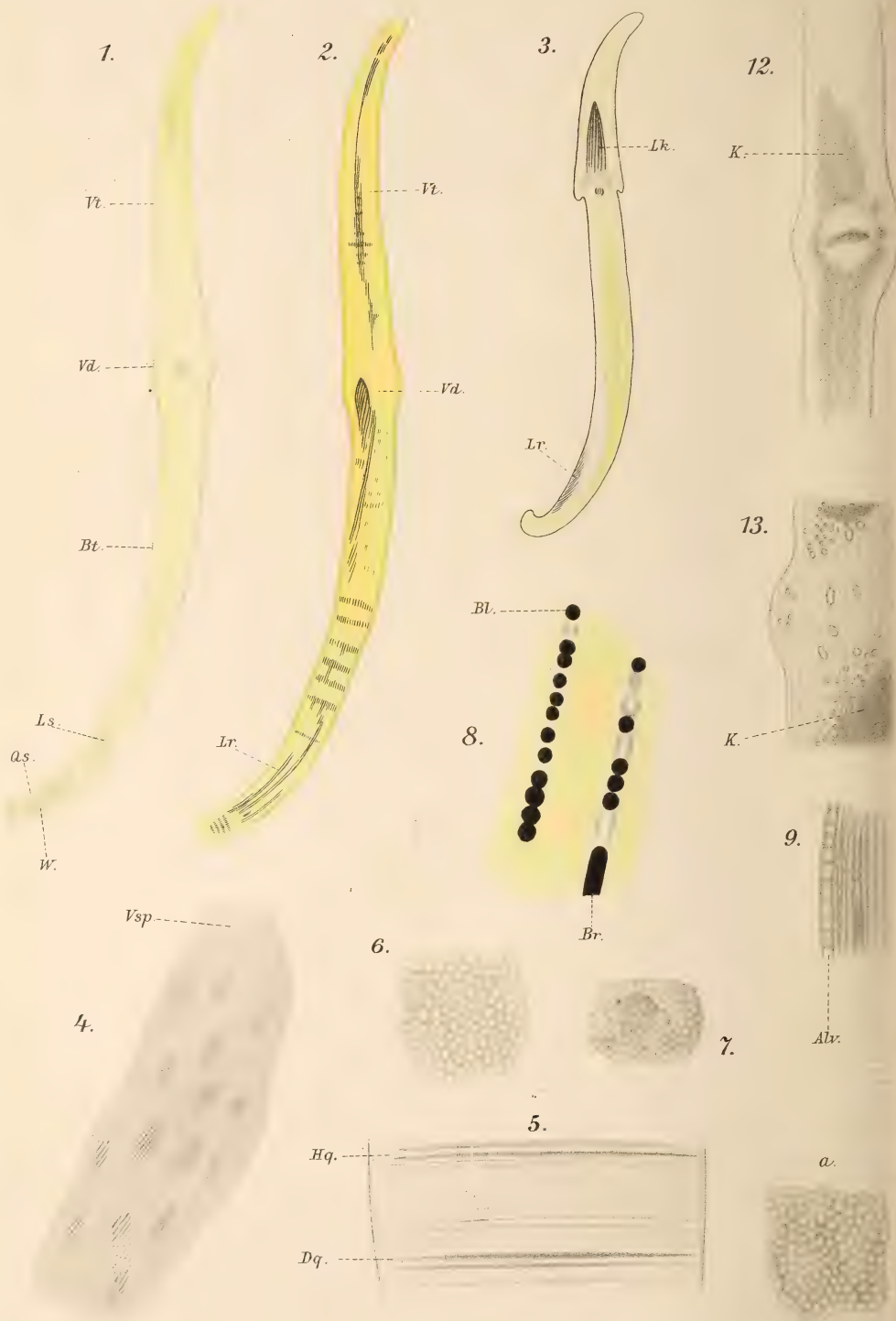
38.

39.





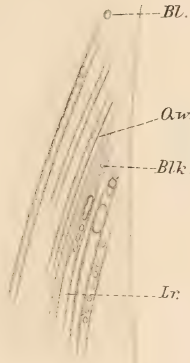




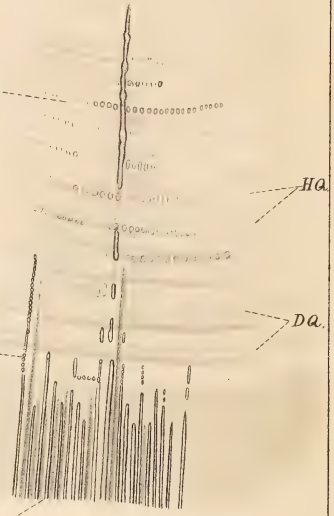
15.



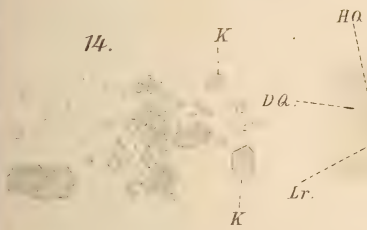
16.



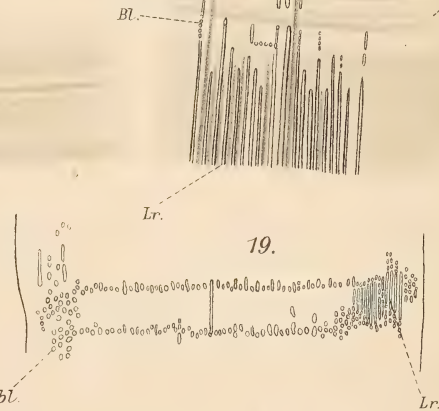
17.



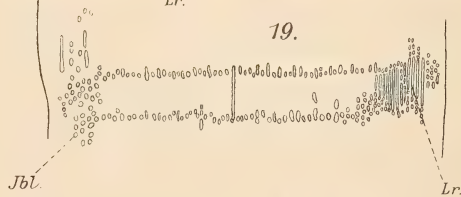
14.



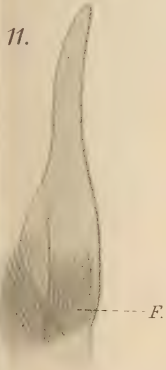
18.



19.



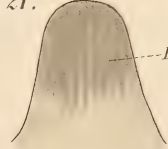
11.



22.

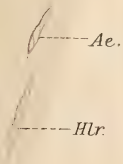


21.

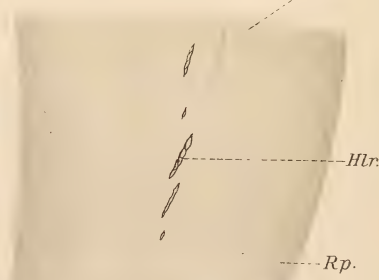


20.

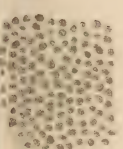
23b



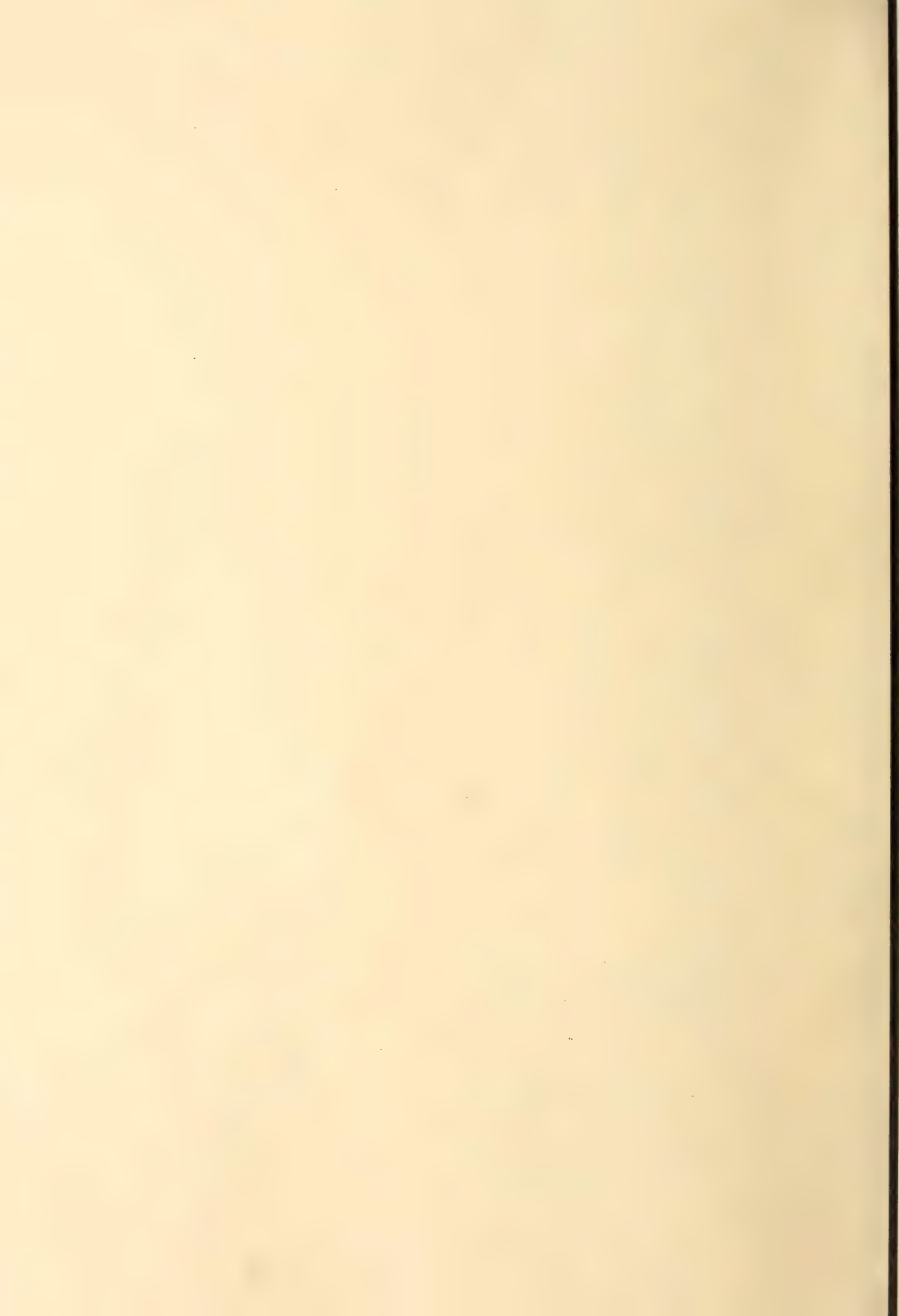
23a

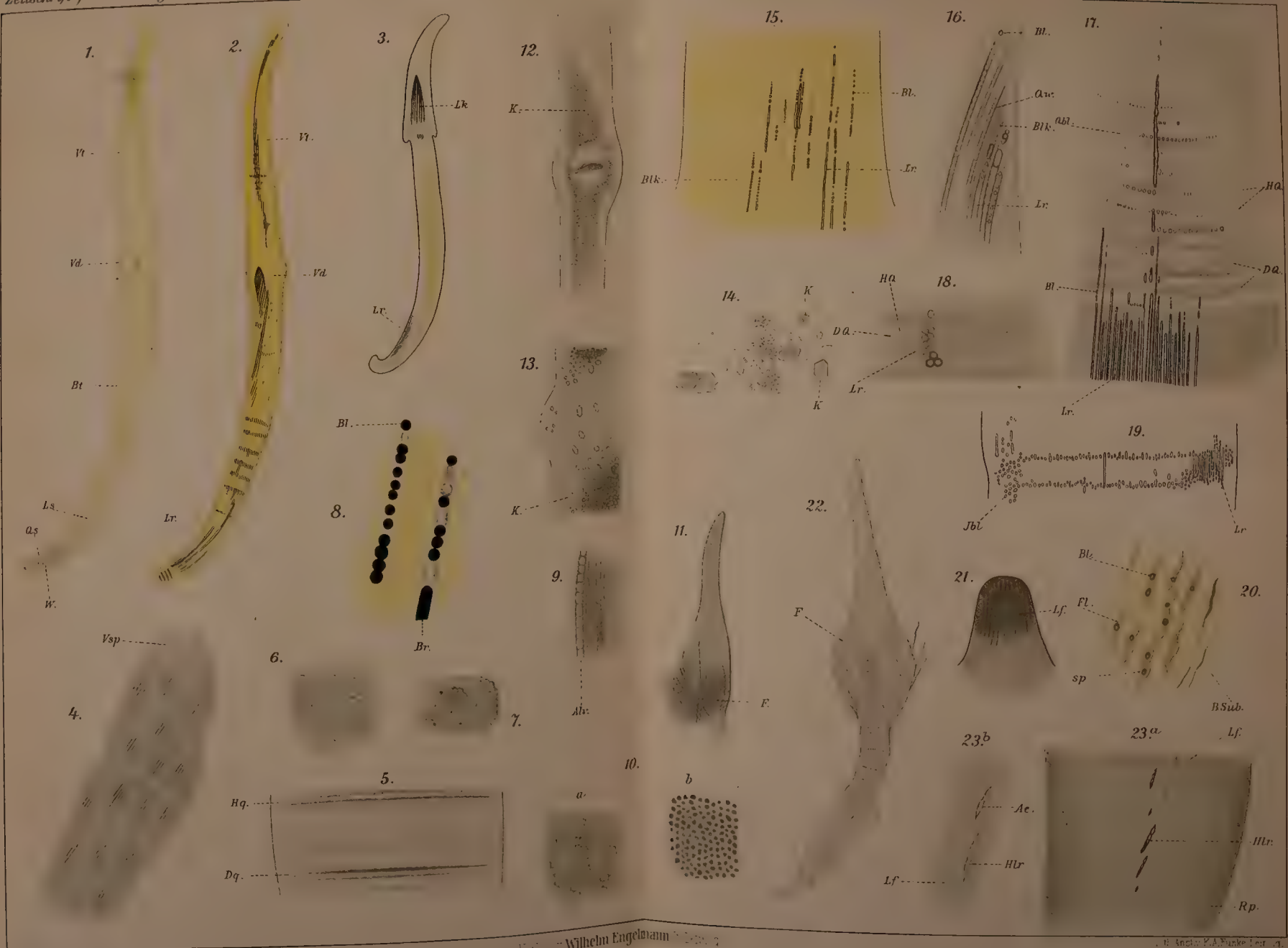


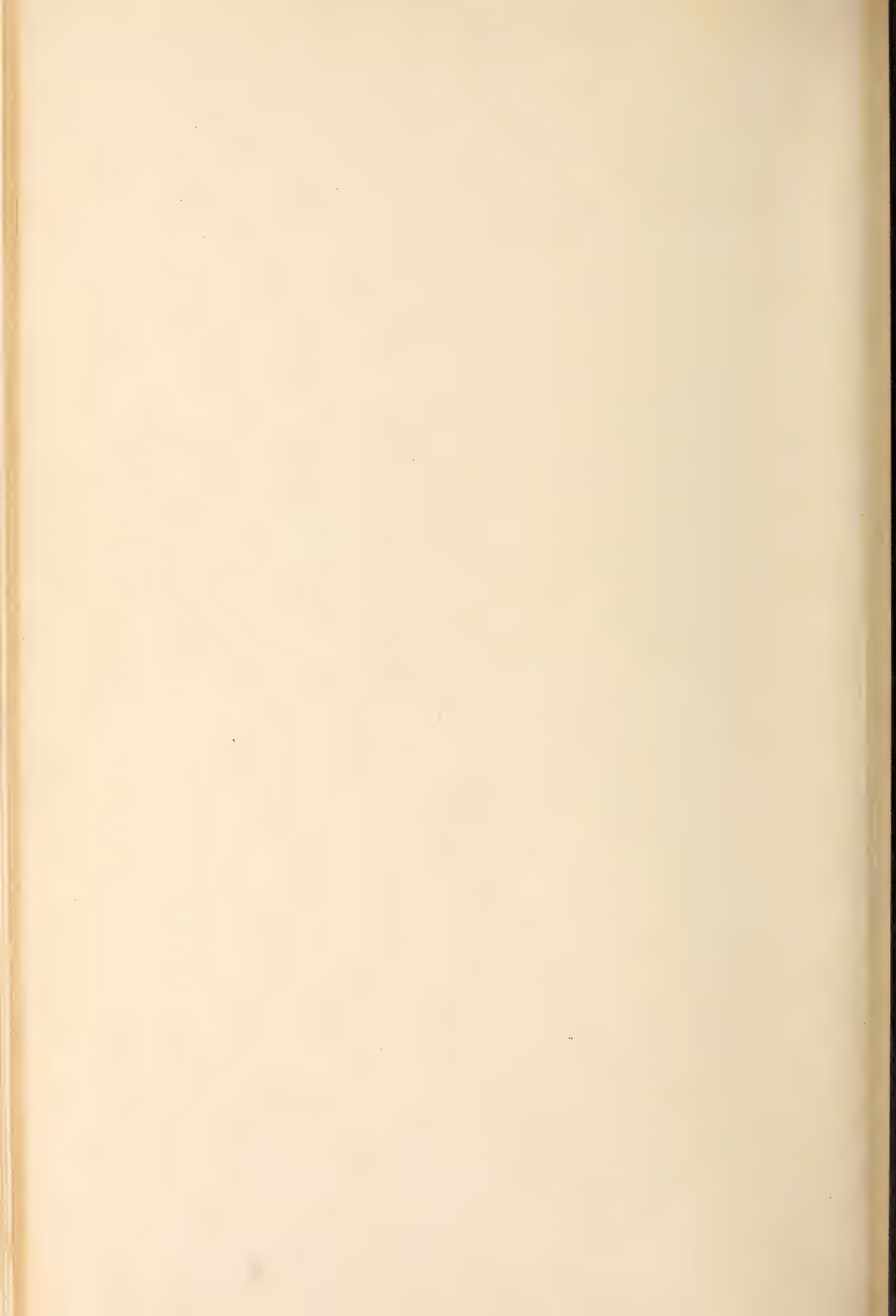
b.

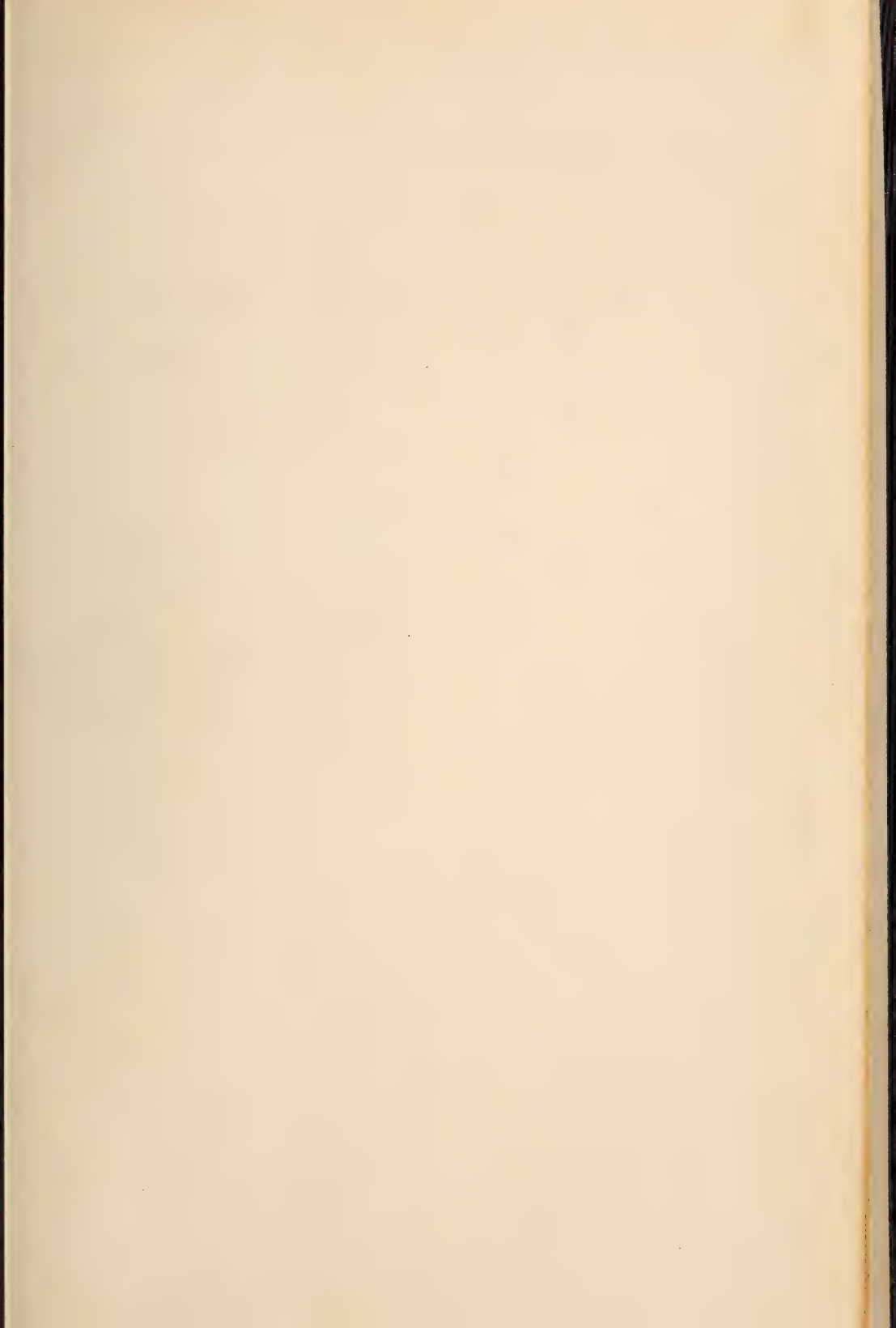


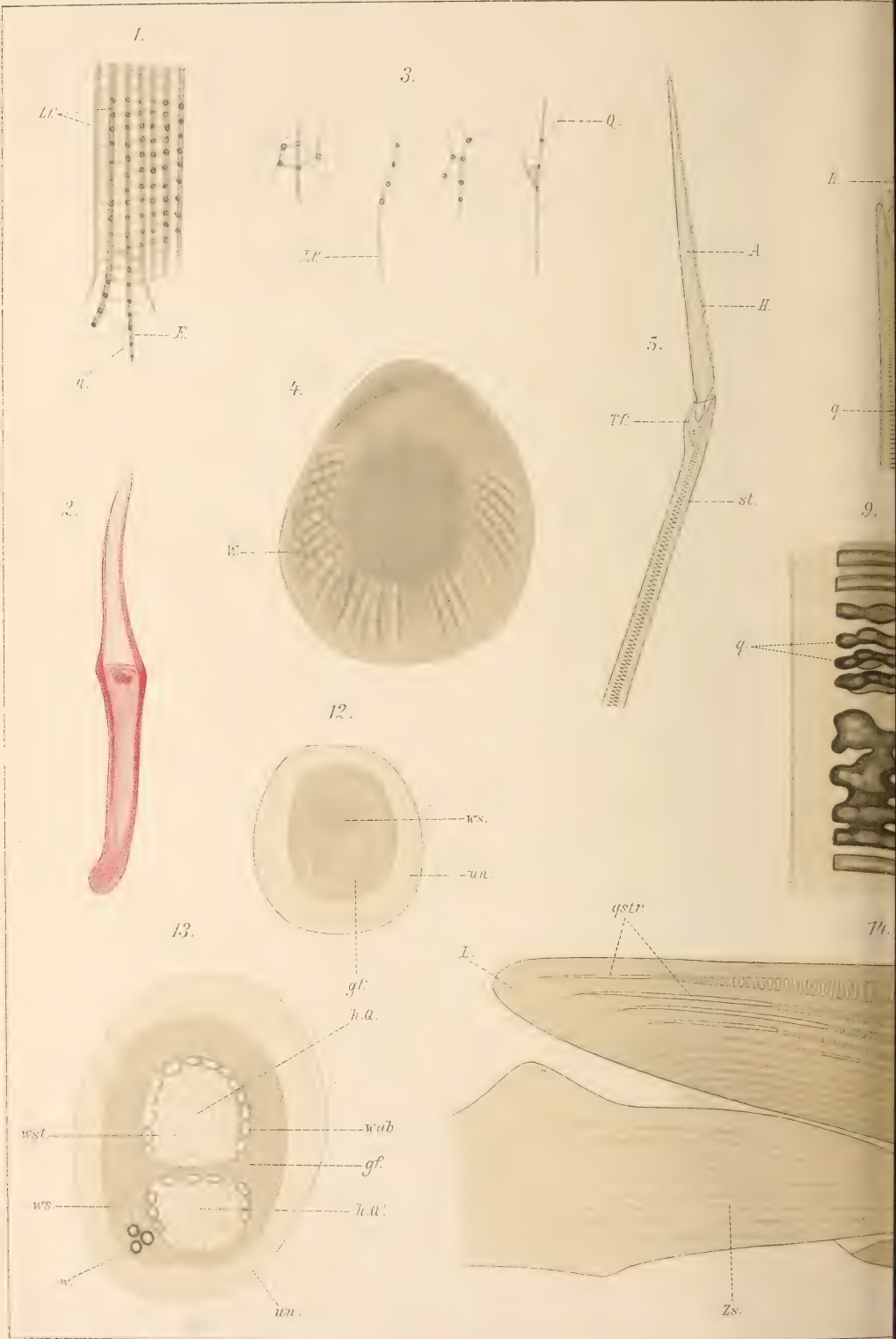
Lf.

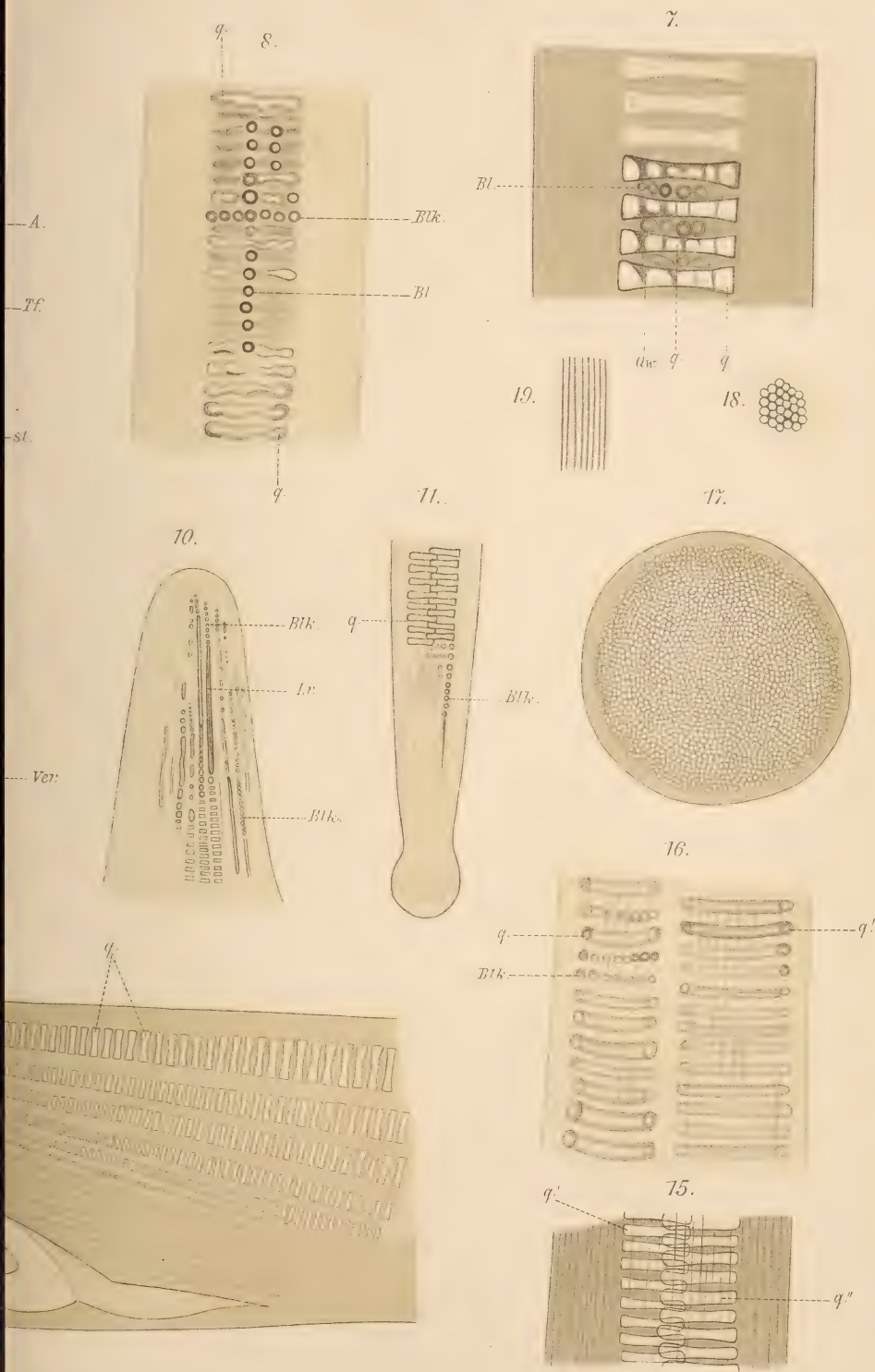


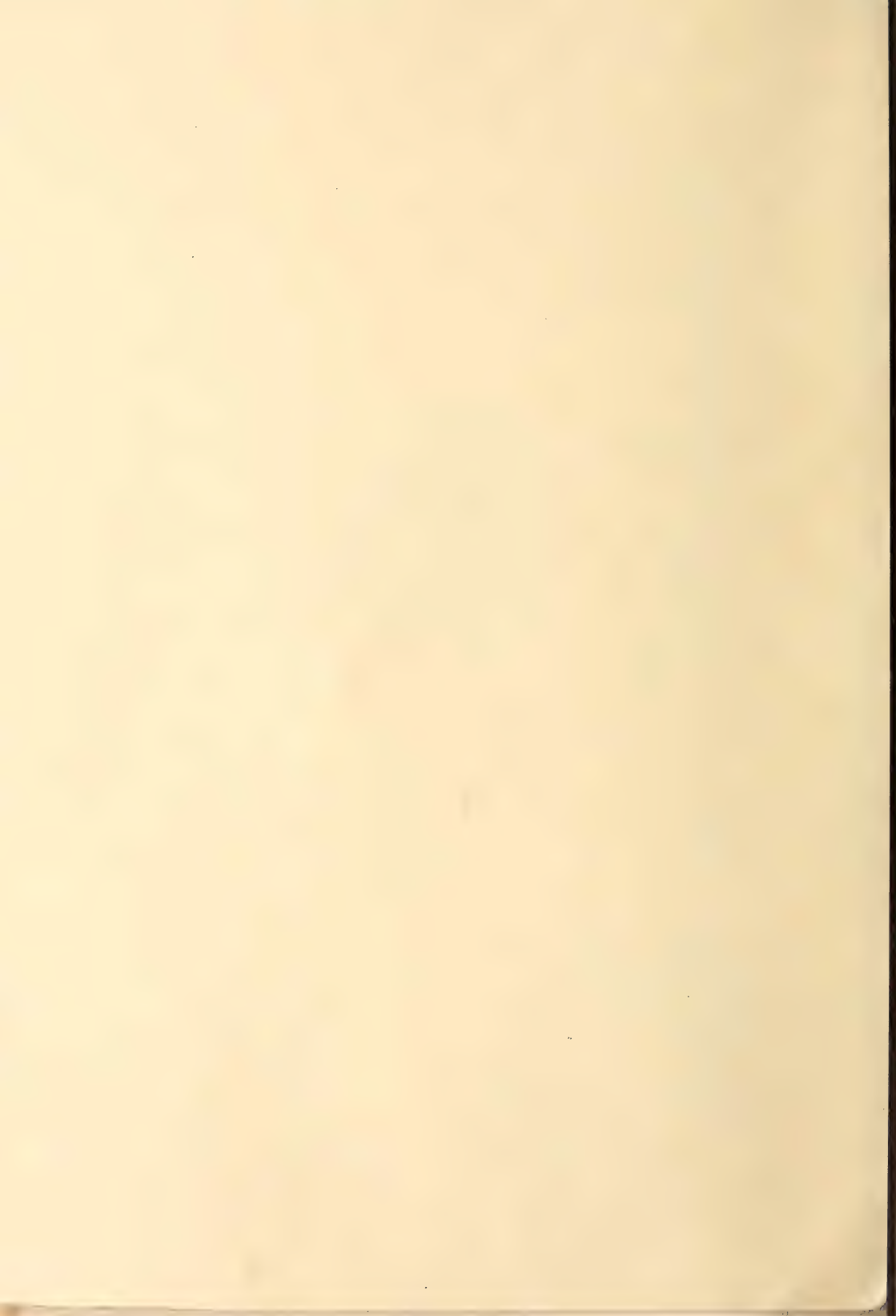


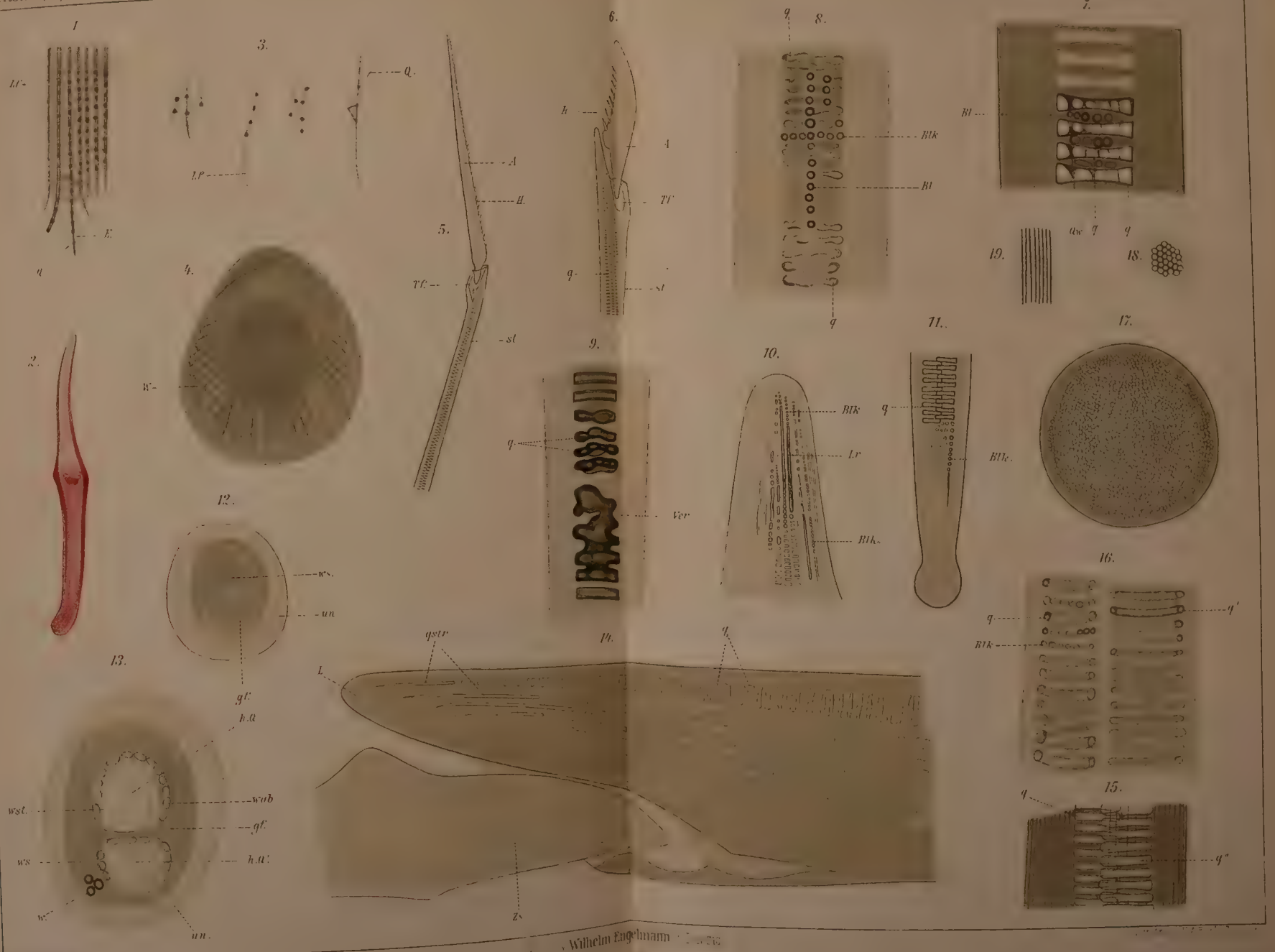


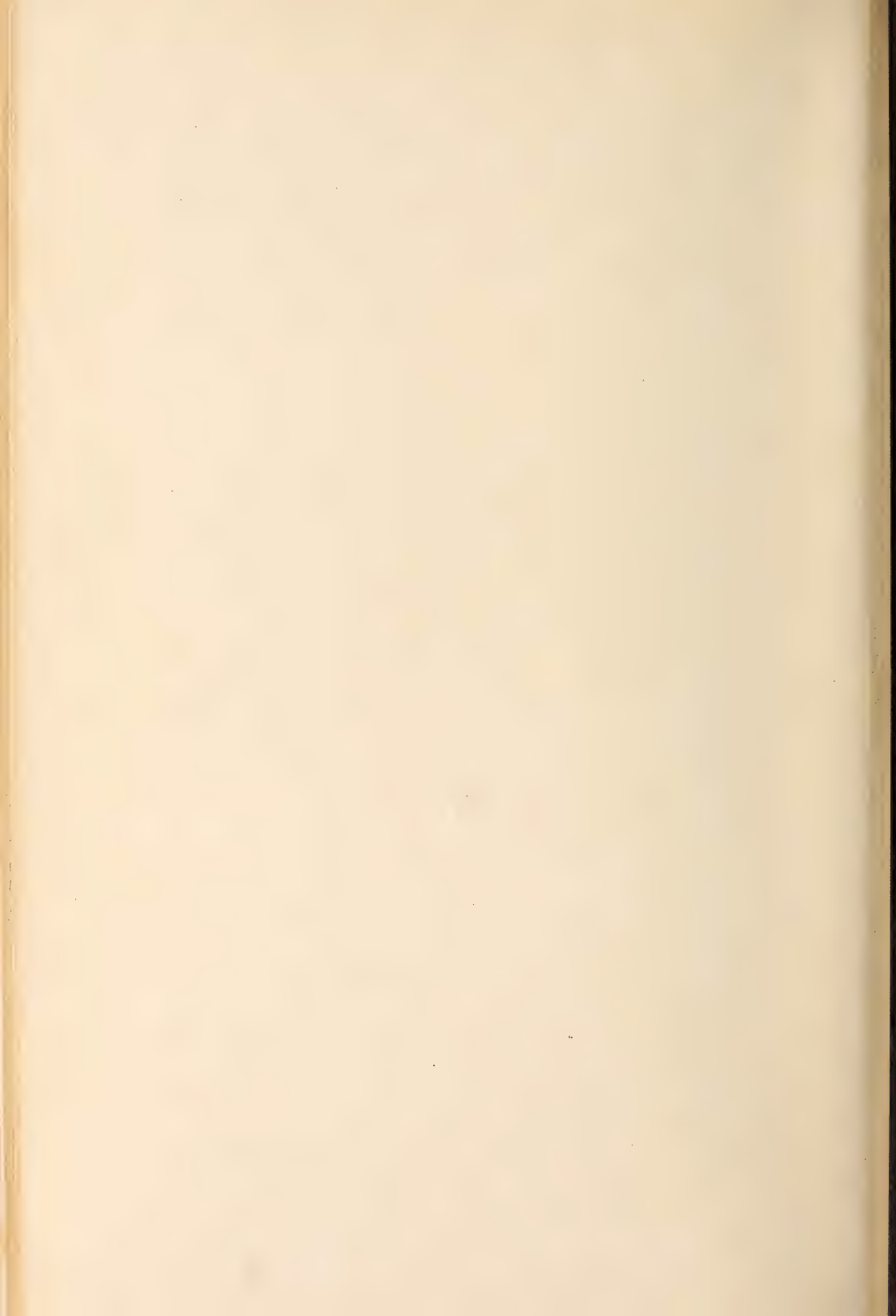


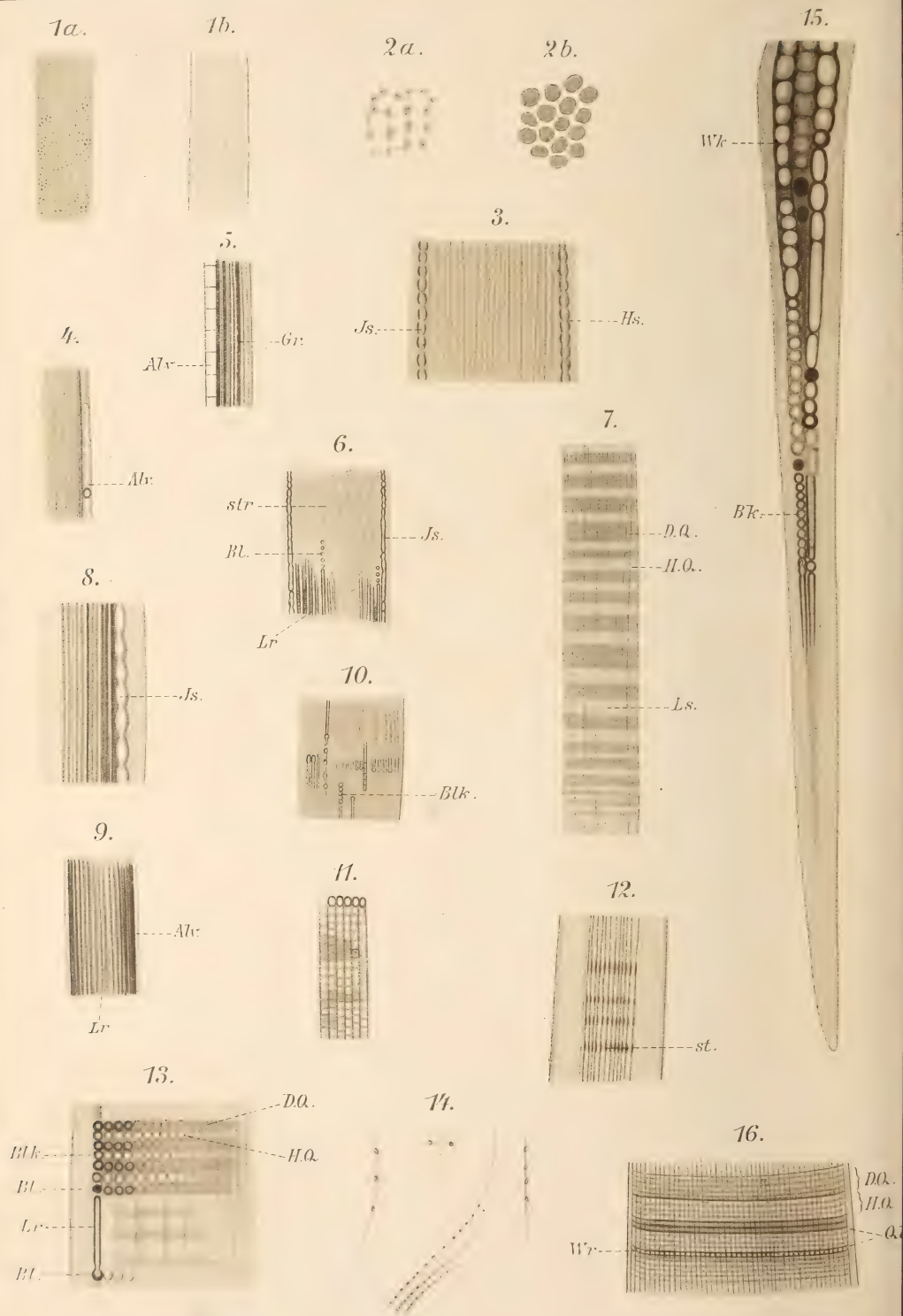


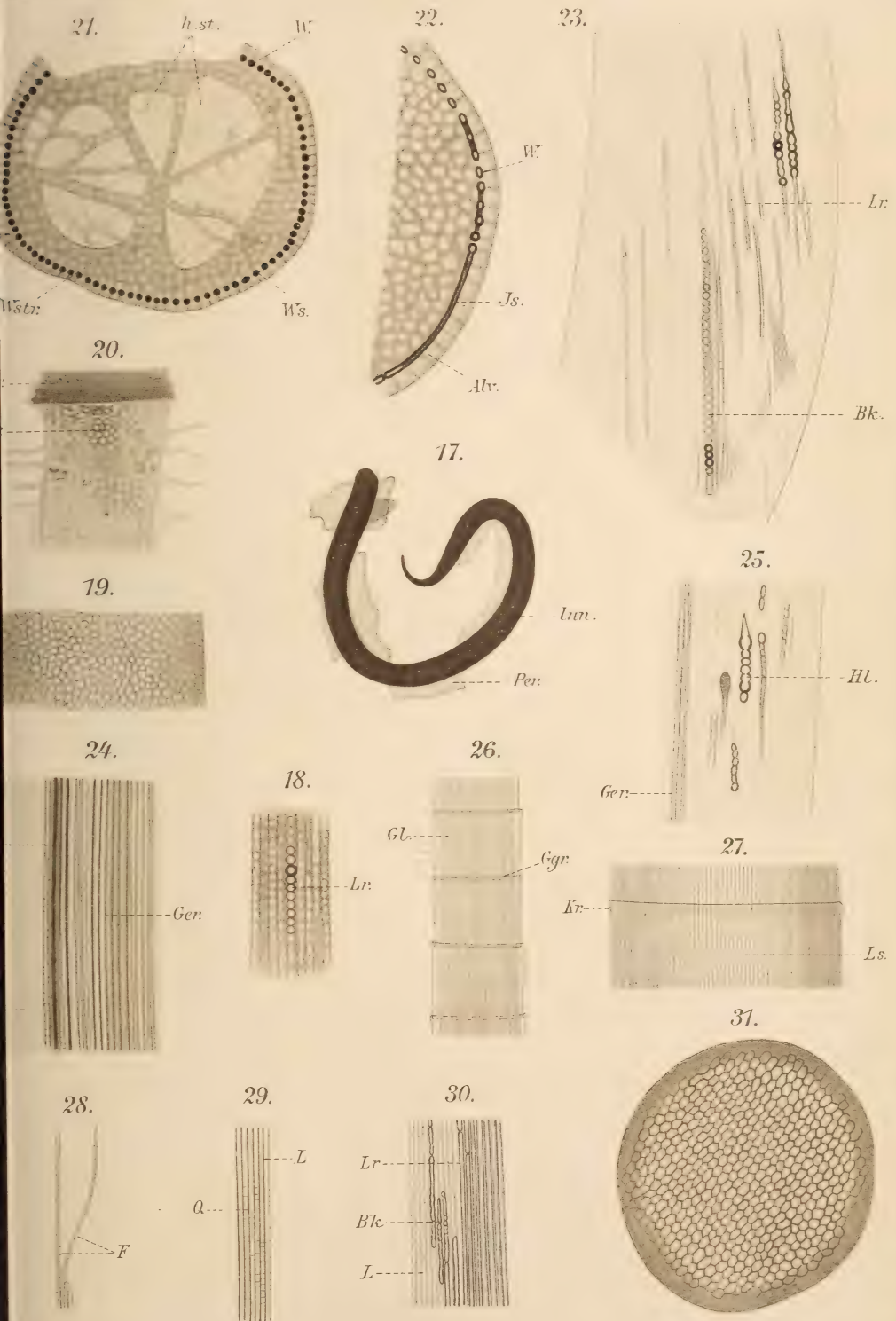


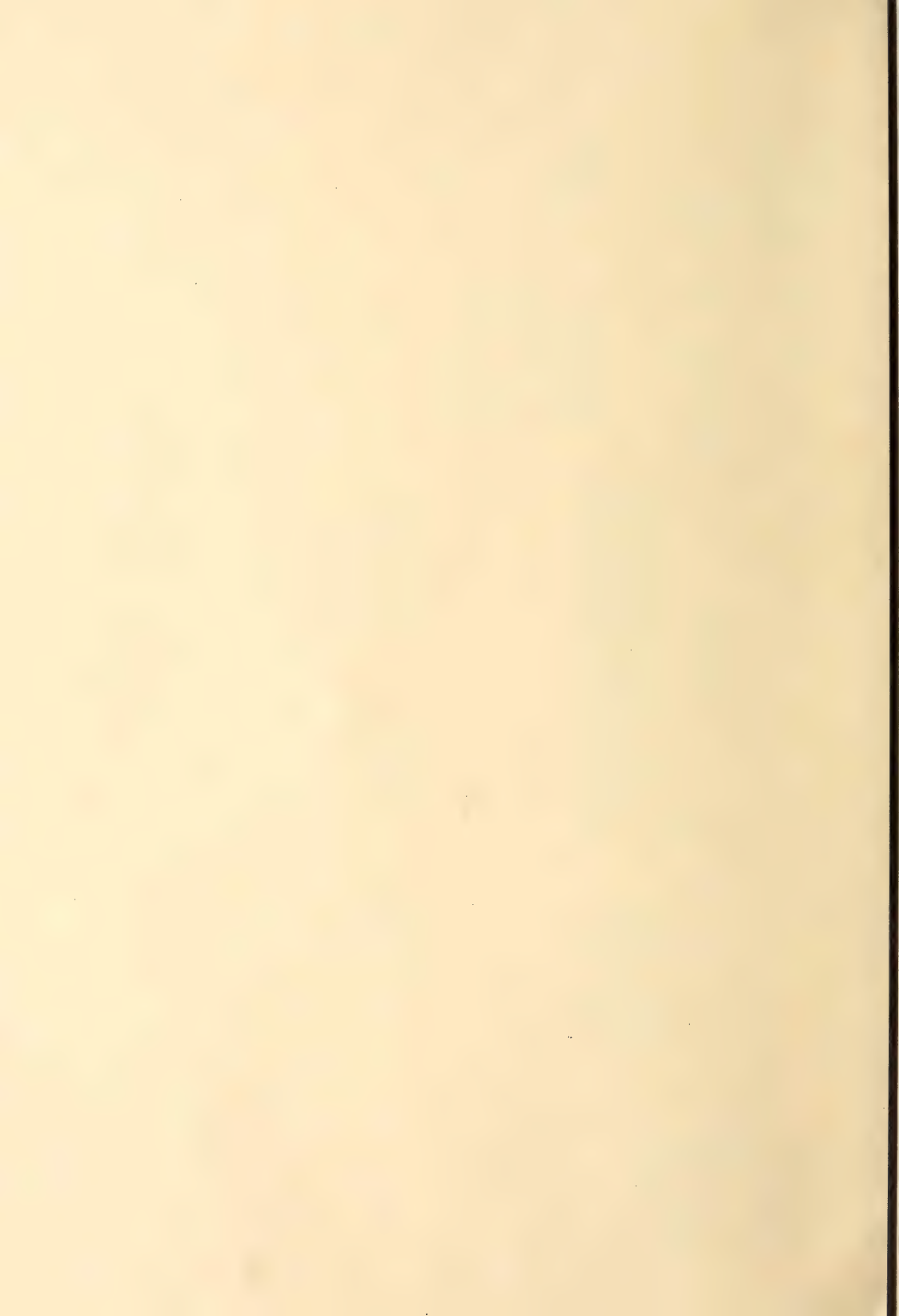


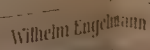


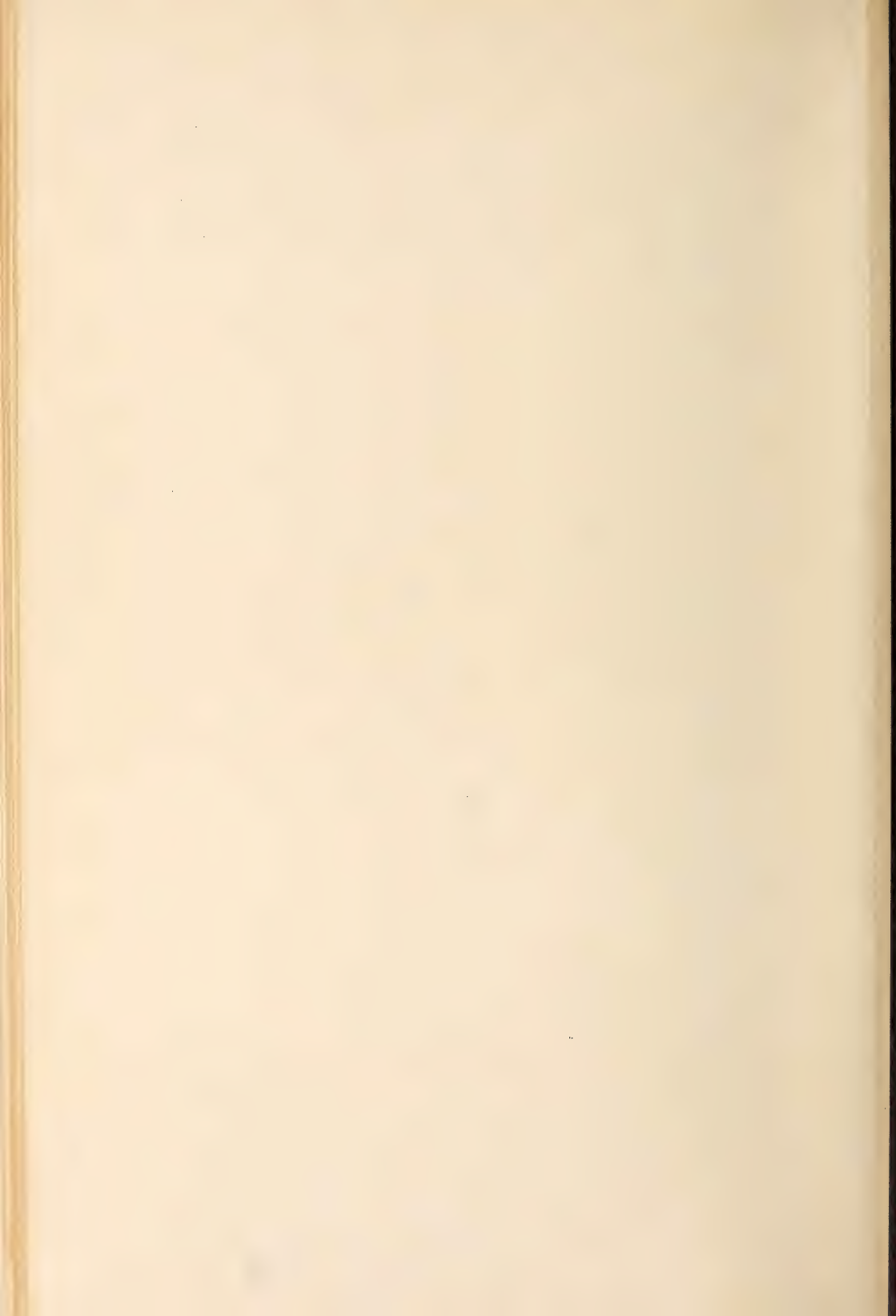


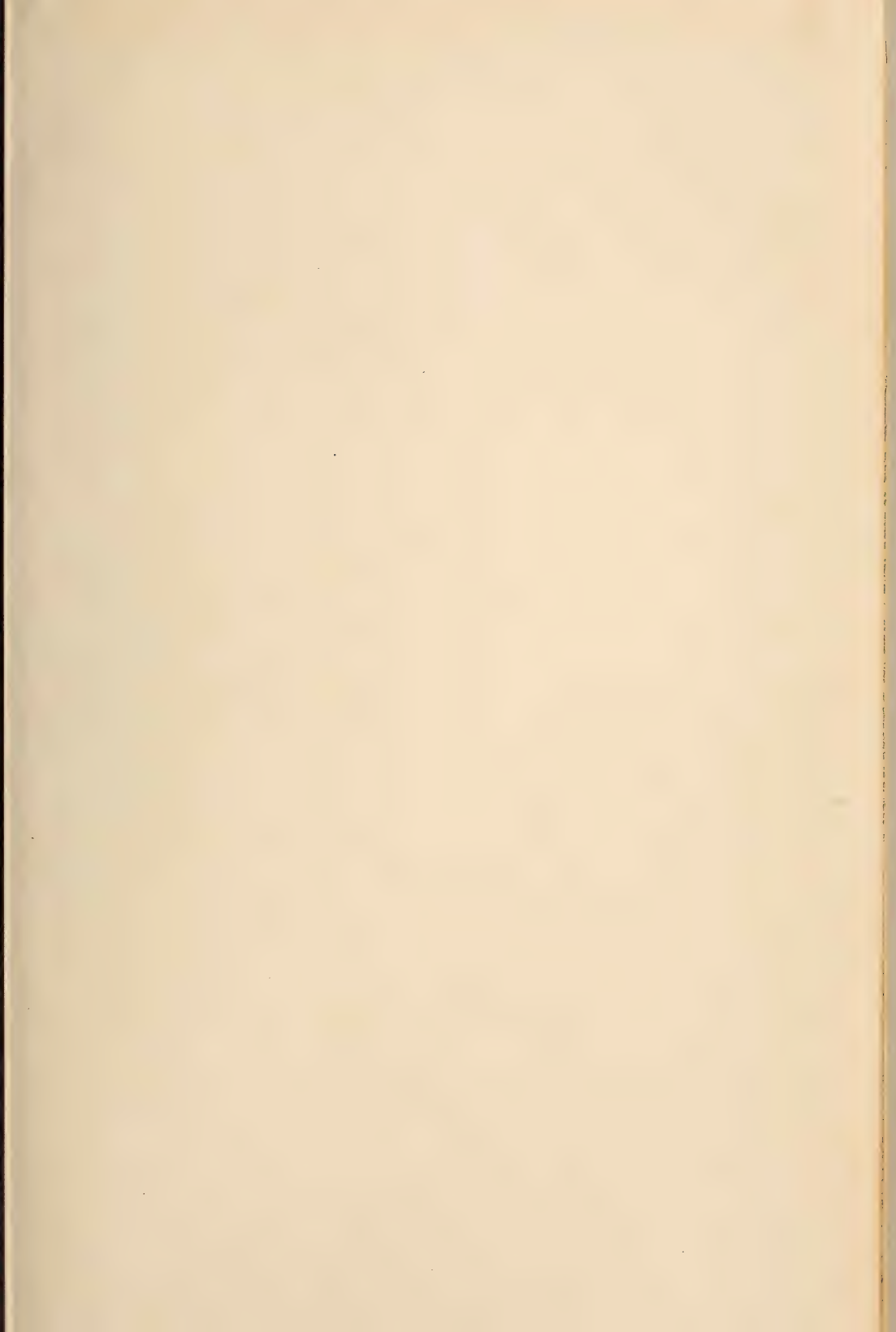


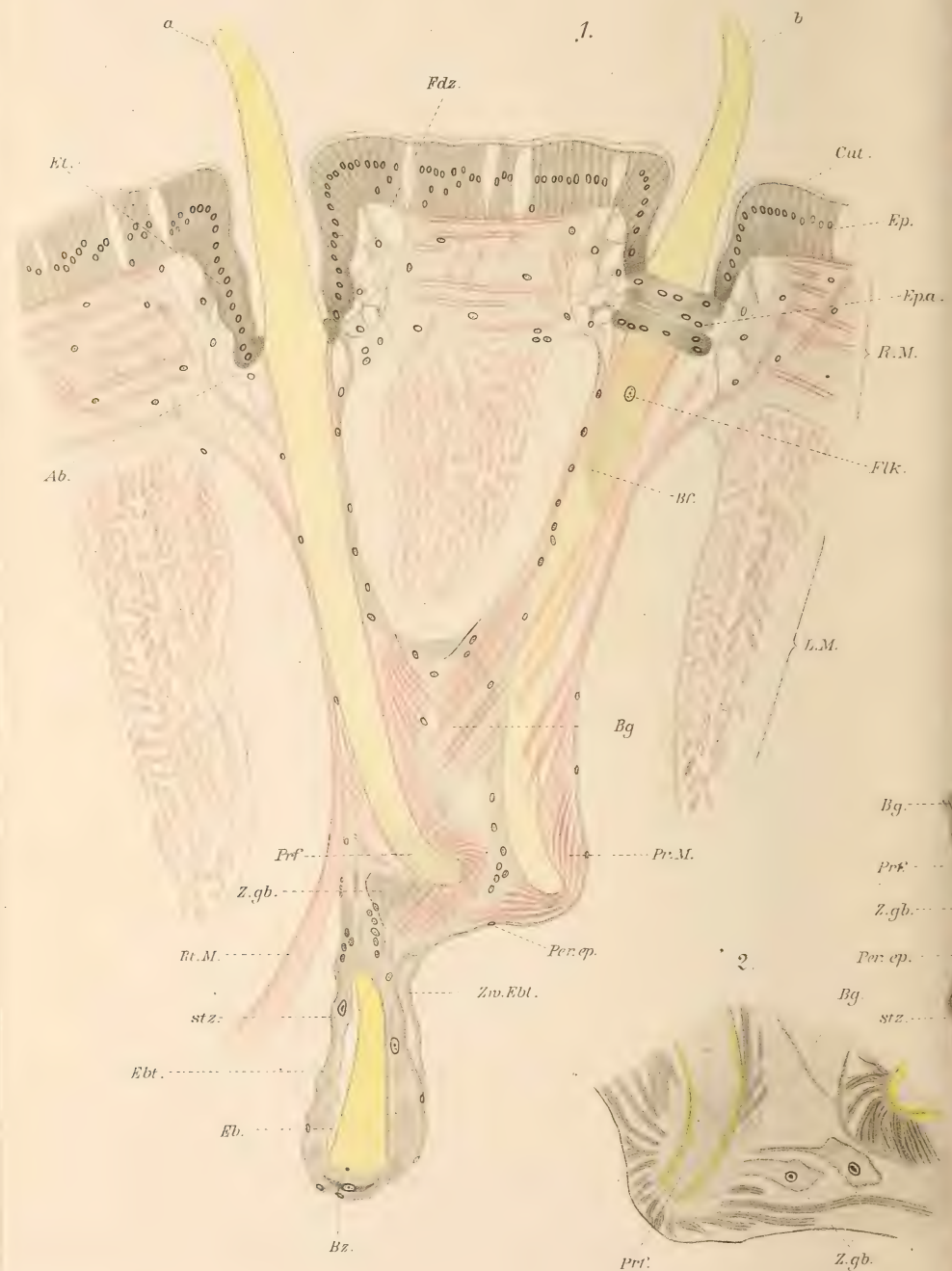


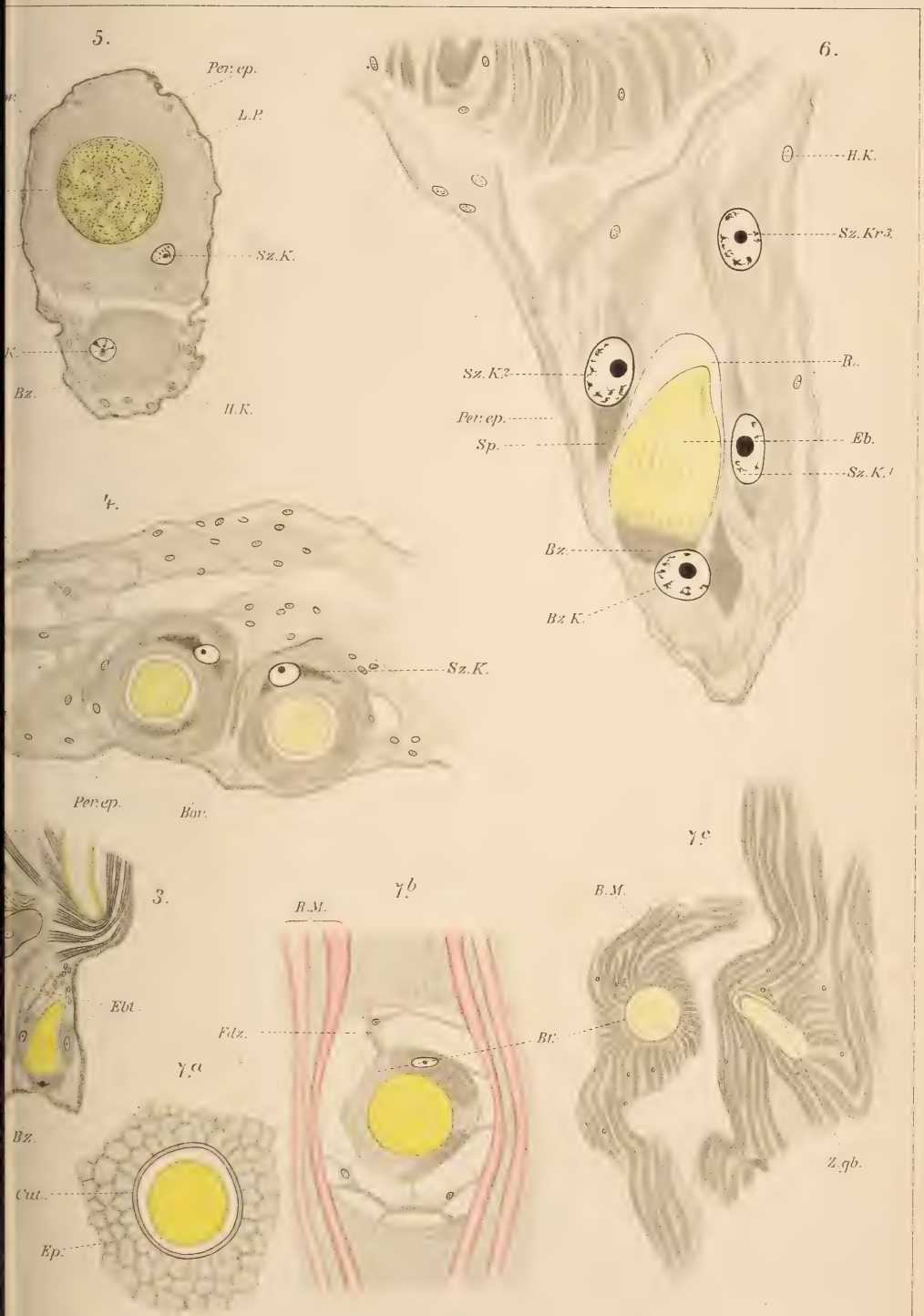


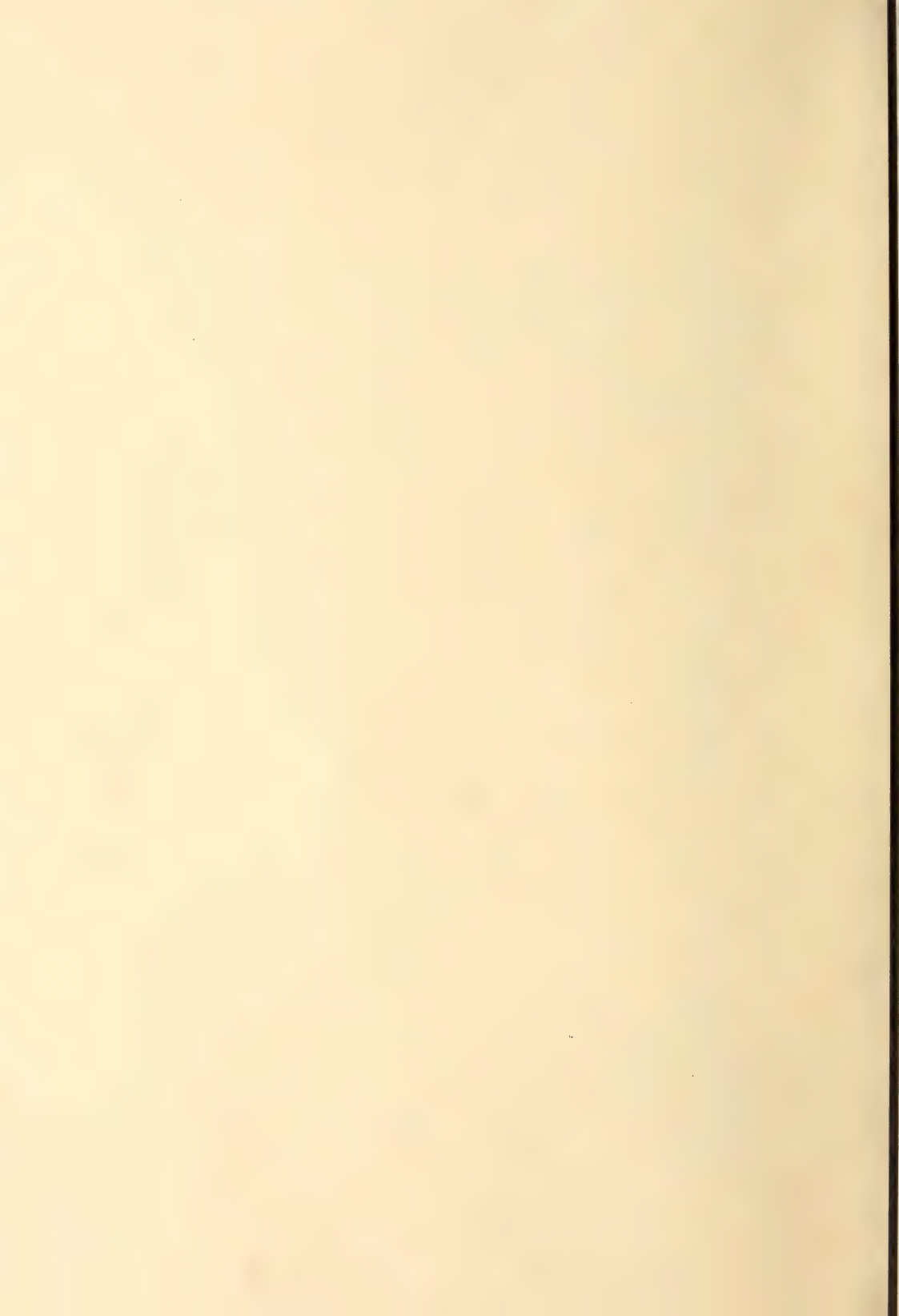


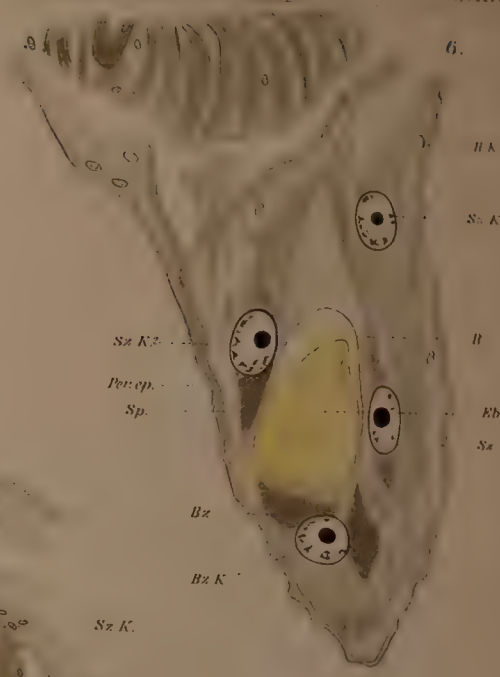
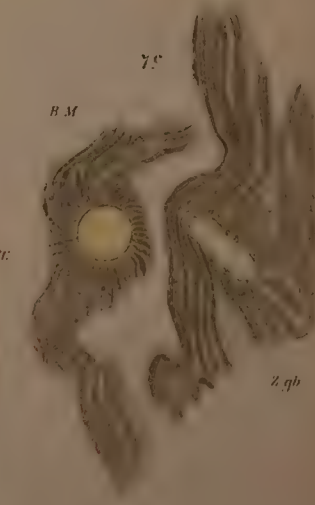
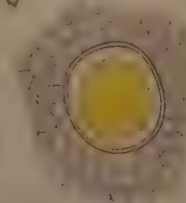
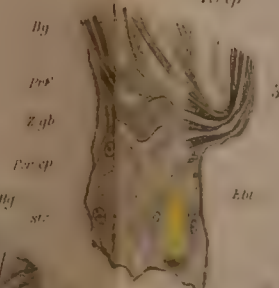
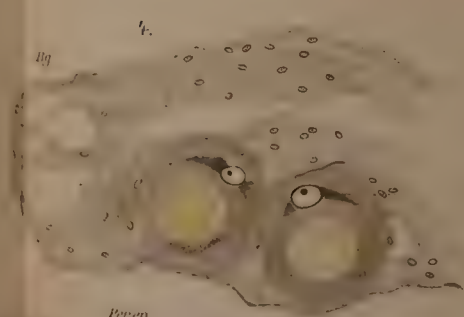
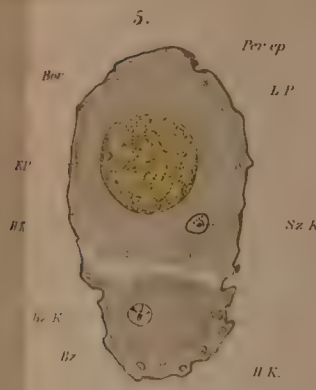


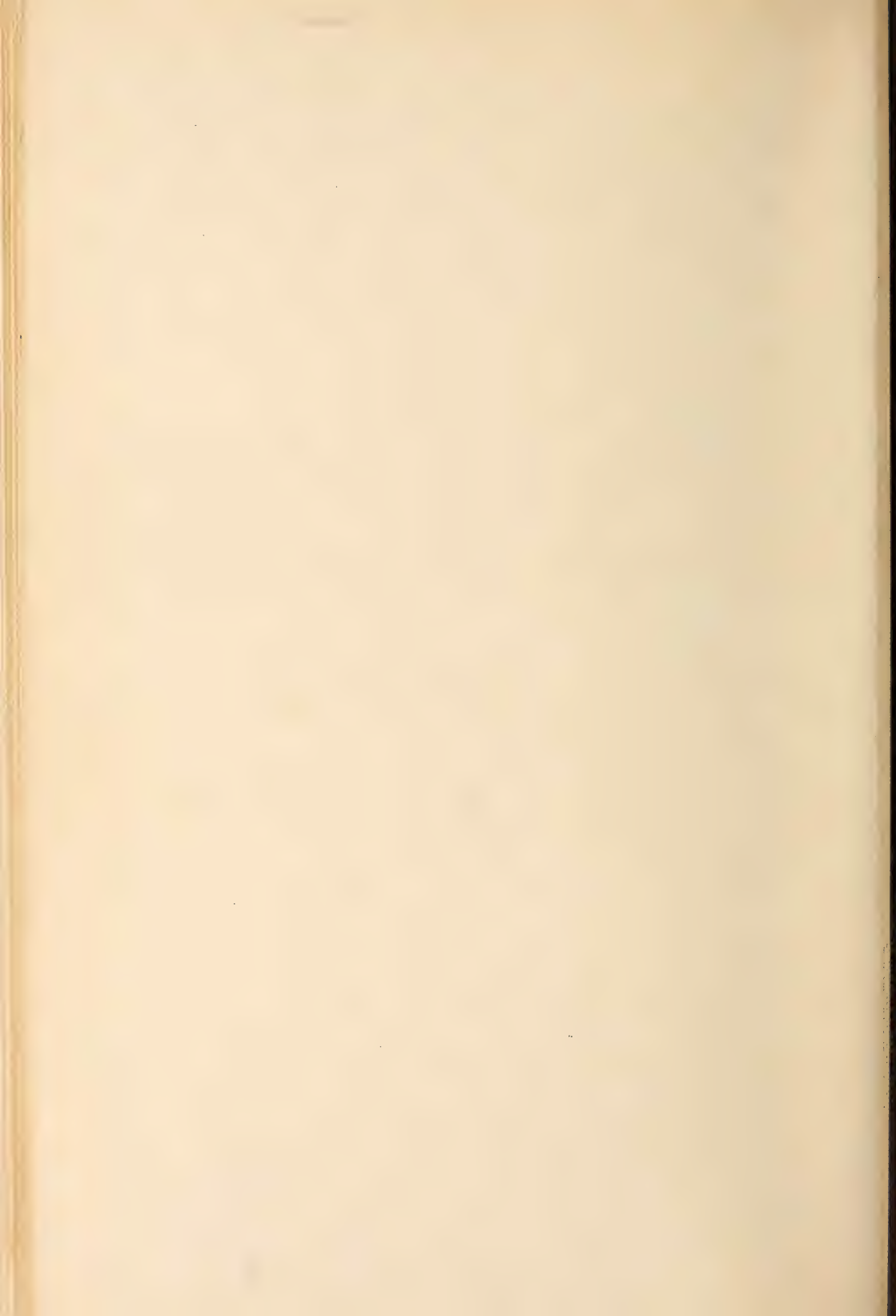












950.543

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker

und

Ernst Ehlers

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Vierundsiebzigerster Band

Erstes Heft

Mit 8 Tafeln und 8 Figuren im Text

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1903.



Ausgegeben den 14. April 1903.

I n h a l t.

	Seite
Beiträge zur Morphologie und Histologie einiger Hautorgane der Cerviden. Von Emil Hugo Zietzschmann. (Mit Taf. I–III.)	1
Le glandole odorifere dell' <i>Iulus communis</i> . Pel Dott. Giovanni Rossi. (Con tavola IV.)	64
Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Cöloenteraten. Von Walter M. Aders. (Mit Taf. V, VI und 8 Fig. im Text.)	81
Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von <i>Dolomedes fimbriatus</i> Clerck, mit besonderer Berücksichtigung der Bildung des Gehirns und der Augen. Von Paul Pappenheim. (Mit Taf. VII u. VIII.)	109

M i t t h e i l u n g.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung
Wilhelm Engelmann.

Die Herausgeber
v. Kölliker. Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Daffner, Franz, **Das Wachstum des Menschen.** Anthropologische Studie. Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 3 Figuren im Text. gr. 8. 1902. M 9.—.

Eckstein, Karl, **Repetitorium der Zoologie.** Ein Leitfaden für Studierende. Zweite, umgearbeitete Auflage. Mit 281 Figuren im Text. gr. 8. 1898. M 8.—; in Leinen geb. M 9.—.

Gegenbaur, Carl, **Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen.** I. Band: Einleitung.

Integument, Skeletsystem, Muskelsystem, Nervensystem und Sinnesorgane. Mit 619 zum Theil farbigen Figuren im Text. gr. 8. 1898.

M 27.—; in Halbfranz geb. M 30.—.

— II. (Schluss-) Band: Darmsystem und Athmungsorgane, Gefäßsystem, Harn- und Geschlechtsorgane (Urogenitalsystem). Mit 355 Figuren im Text und dem Register für beide Bände. gr. 8. 1901.

M 20.—; in Halbfranz geb. M 23.—.

— **Lehrbuch der Anatomie des Menschen.** Siebente, verbesserte Auflage. Zwei Bände. Mit 734 zum Theil farbigen Figuren im Text. gr. 8. 1899.

M 25.—; in Halbfranz geb. M 30.—.

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker

und

Ernst Ehlers

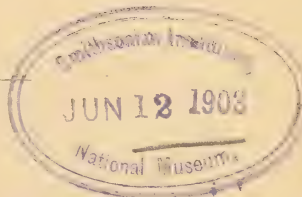
Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Vierundsiebzigster Band

Zweites Heft

Mit 7 Tafeln



LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1903.

Inhalt.

	Seite
Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Theil. Von August Schuberg.	
(Mit Tafel IX—XV.)	155

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung
Wilhelm Engelmann.

Die Herausgeber
v. Kölliker. Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann in Leipzig.**

Adressbuch der Zoologen, Anatomen, Physiologen, Paläontologen u. dergl. Russlands. Herausgegeben von der Abteilung für Zoologie und Physiologie der K. Naturforschergesellschaft zu St. Petersburg. (Russisch und deutsch.) gr. 8. (St. Petersburg 1901; in Komm. für die ausserrussischen Länder.) *M* 1.25.

Brunner von Wattenwyl, Betrachtungen über die Farbenpracht der Insekten. Mit 9 Tafeln in Buntdruck. Mit Unterstützung der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien aus dem Legate Wedl. fol. 1897. In Mappe *M* 36.—.

Bütschli, O., Mechanismus und Vitalismus. (Vortrag, gehalten in verkürzter Form auf dem internationalen Zoologen-Congress, Berlin 1901.) gr. 8. 1901. *M* 1.60.

Daffner, Franz, Das Wachstum des Menschen. Anthropologische Studie. Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 3 Figuren im Text. gr. 8. 1902. *M* 9.—.

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker

und

Ernst Ehlers

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Vierundsiebzigster Band

Drittes Heft

Mit 10 Tafeln und einer Figur im Text

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann
1903.



Inhalt.

	Seite
Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Ein Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung und Ausbildung der Keimdrüsen bei den Insekten. Von Karl Grünberg. (Mit Taf. XVI—XVIII.)	327
Zur Biologie und Anatomie von <i>Alcippe lampas</i> Hancock. Von Wilhelm Berndt. (Mit Taf. XIX—XXII.)	396
Die Cercarie und Sporocyste des <i>Distomum duplicatum</i> Baer. Von Hans Reuss. (Mit Taf. XXIII u. einer Figur im Text.)	458
Über die Struktur der Kalkschalen mariner Rhizopoden. Von S. Awerinzew. (Mit Taf. XXIV.)	478
Fossile Hirnformen. I. <i>Anchilophus Desmaresti</i> . Von Richard Weinberg. (Mit Taf. XXV.)	491

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung
Wilhelm Engelmann.

Die Herausgeber
v. Köl liker. Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Preisermässigung.

Um die Anschaffung der bisher erschienenen Bände des

Zoologischen Zentralblattes

zu erleichtern, liefere ich Jahrgang I—IX, wenn auf einmal unmittelbar von mir bezogen,

statt für Mk. 230.— für Mk. **150.—**

Leipzig.

Wilhelm Engelmann.

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker

und

Ernst Ehlers

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Vierundsiebzigster Band

Viertes Heft

Mit 11 Tafeln und 38 Figuren im Text.

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1903.



I n h a l t.

	Seite
Über Furchung und Gastrulation bei <i>Cucullanus elegans</i> Zed. Von E. Martini. (Mit Taf. XXVI—XXVIII und 8 Fig. im Text.)	501
Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren. Von Enoch Zander. (Mit Taf. XXIX und 15 Fig. im Text.)	557
Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken. II. Die Entwicklung der Radula bei den Gastropoden. Von H. Schnabel. (Mit Taf. XXX—XXXII.)	616
Untersuchungen über den feineren Bau der Borsten einiger Chätopoden und Brachiopoden. Von Alexander Schepotieff. (Mit Tafel XXXIII— XXXVI und 15 Figuren im Text)	656

M i t t h e i l u n g.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung
Wilhelm Engelmann.

Die Herausgeber
v. Köl liker. Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

Erinnerungen aus meinem Leben.

Von

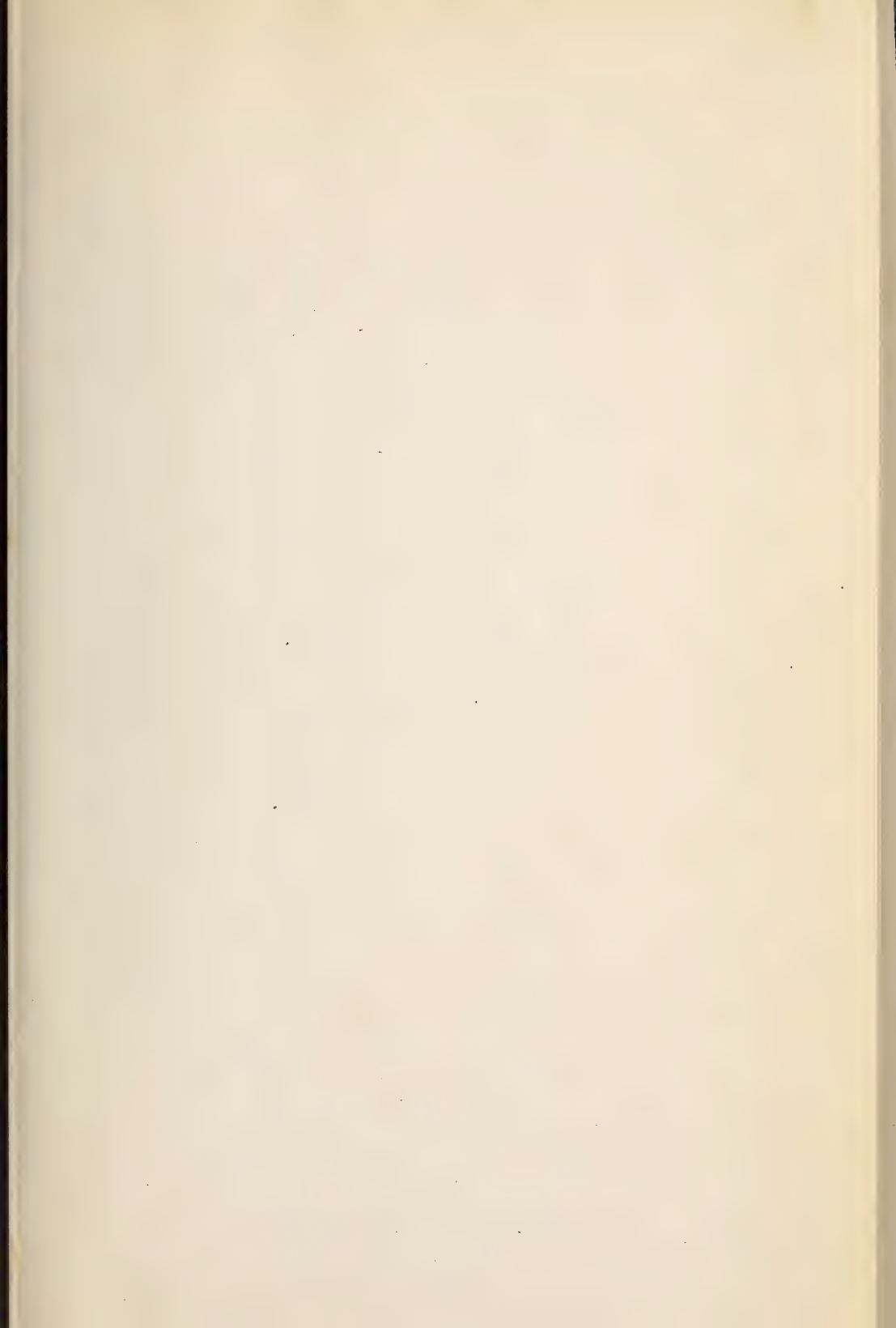
Dr. K. E. Hasse

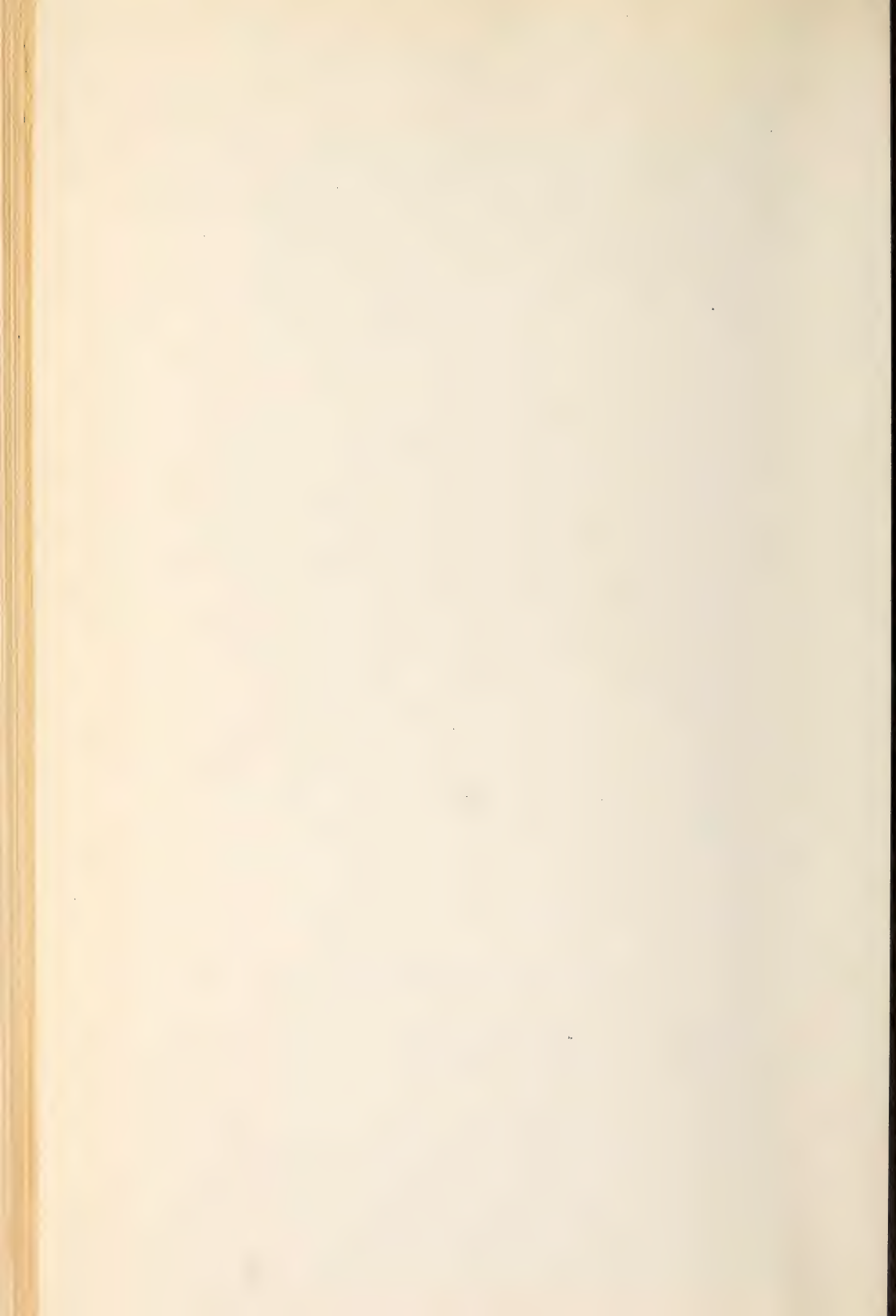
weiland Professor an den Universitäten Leipzig, Zürich, Heidelberg und Göttingen.

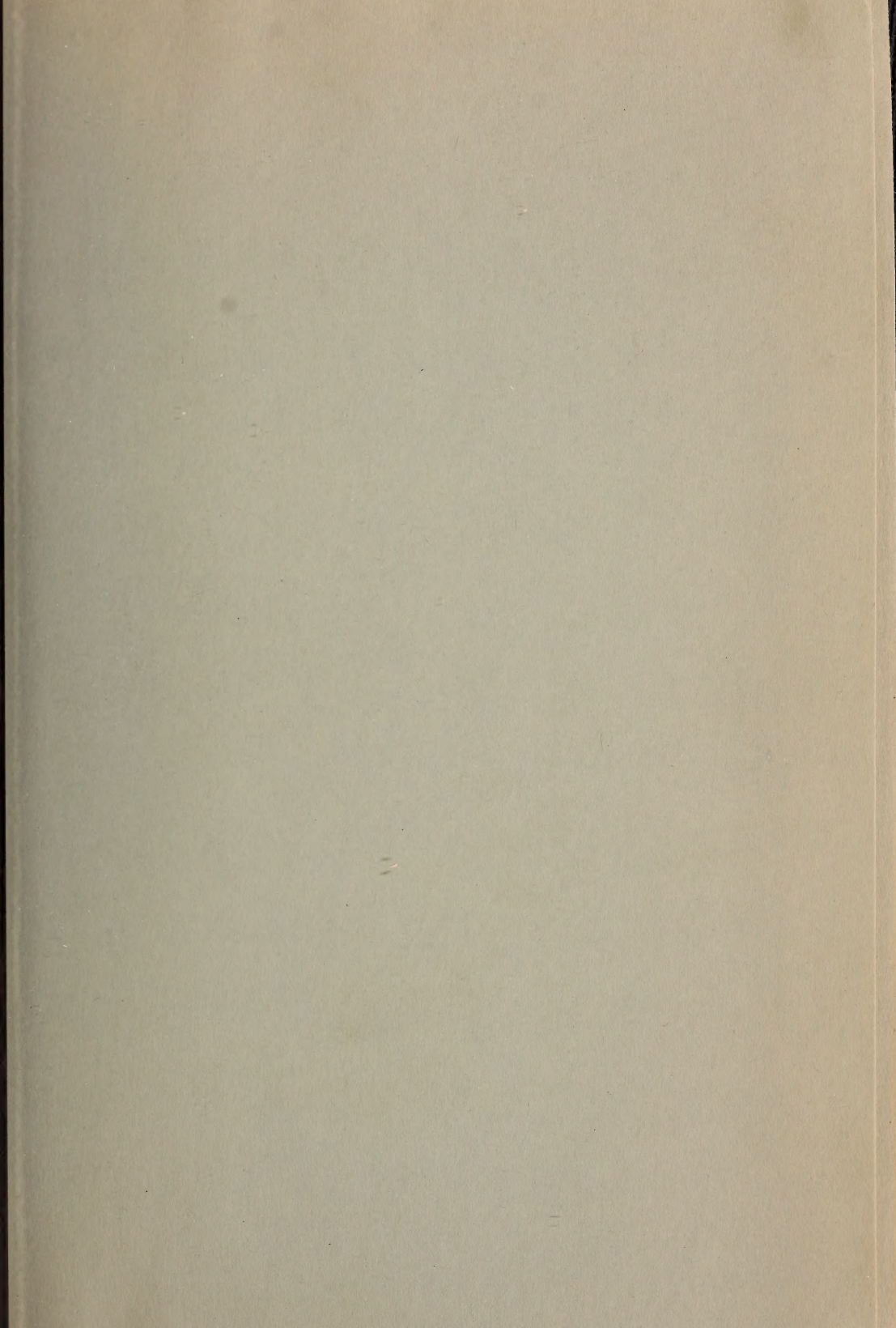
79 1 3 50 Zweite Auflage.

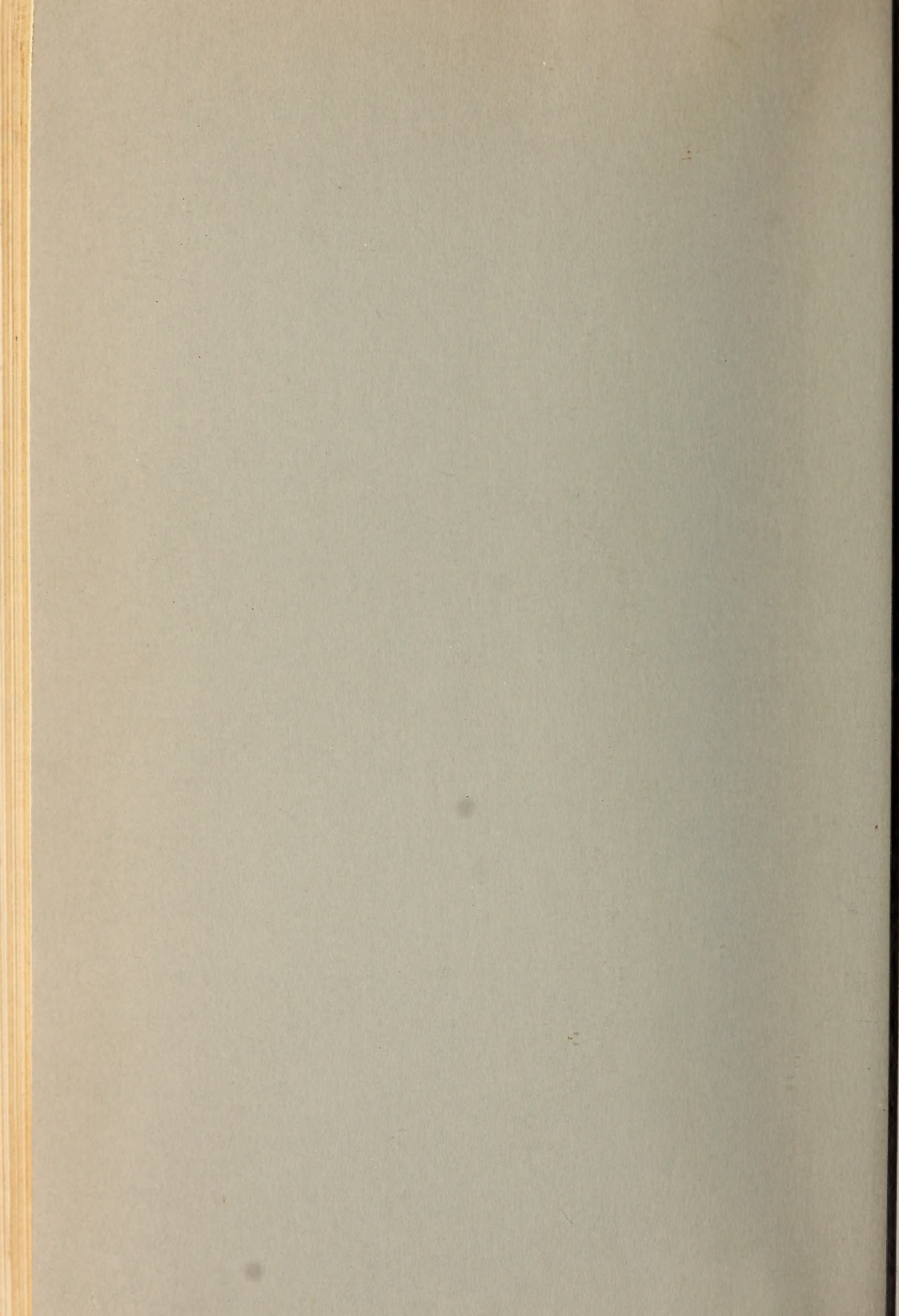
Mit 2 Bildnissen des Verfassers in Heliogravüre.

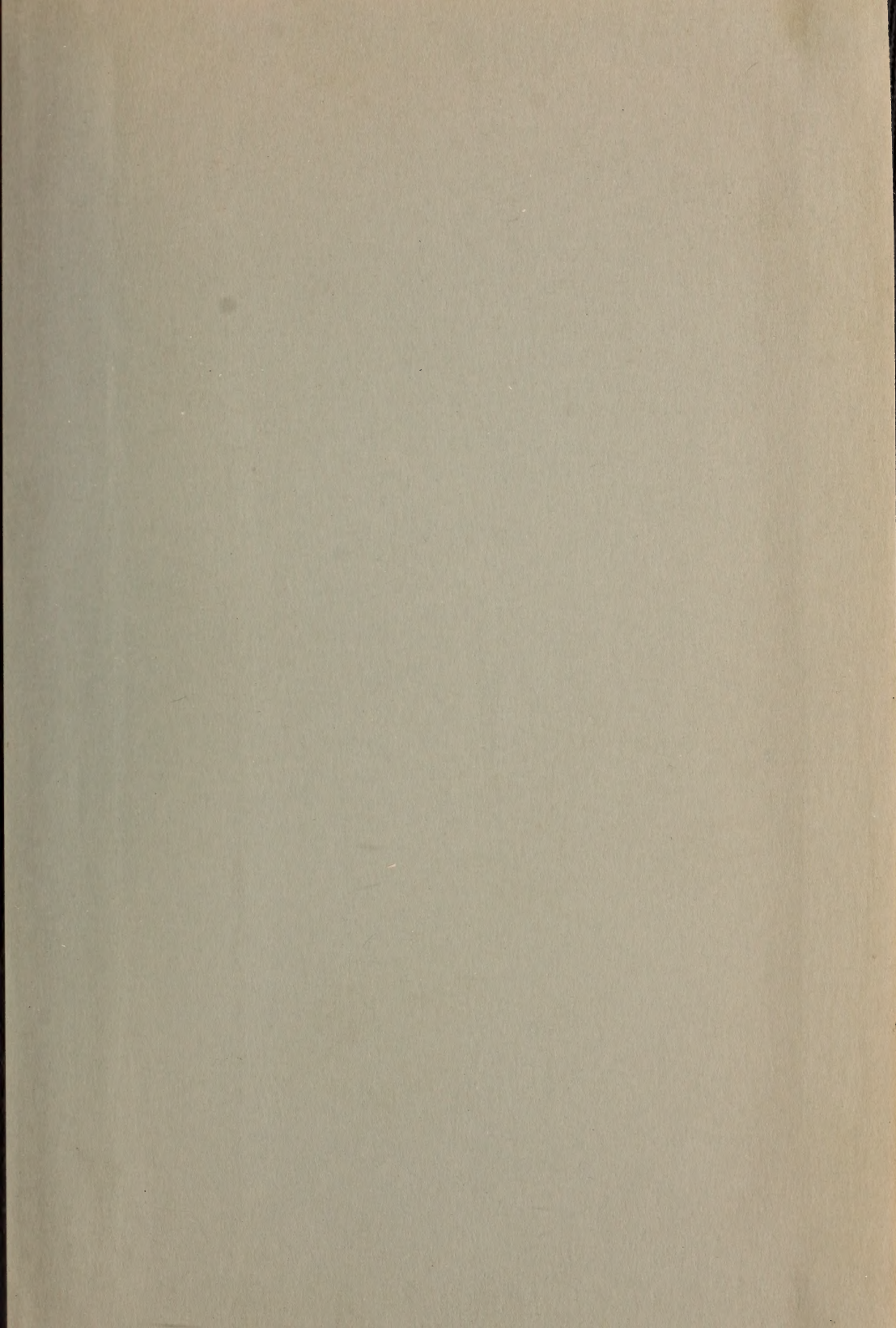
gr. 8. 1902. M 6.—; geb. in Leinen M 7.50, in Halbfranz M 9.—.











SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01316 6194